

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Morfología Microscópica



TESIS DOCTORAL

Estudio general del sistema nervioso de "Arenícola Marina"
(L.), con especial referencia a los plexus parietales y cadena
ventral

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

María Luisa Telo López

Madrid, 2015

María Luisa Telo López

TP
1983
015



x-53-016744-0

**ESTUDIO GENERAL DEL SISTEMA NERVIOSO DE "ARENICOLA MARINA" (L.),
CON ESPECIAL REFERENCIA A LOS PLEXUS PARIETALES
Y CADENA VENTRAL**

Departamento de Morfología Microscópica
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid
1983



BIBLIOTECA

Colección Tesis Doctorales. Nº 15/83

© María Luisa Telo López
Edita e imprime la Editorial de la Universidad
Complutense de Madrid. Servicio de Reprografía
Noviciado, 3 Madrid-8
Madrid, 1983
Xerox 9200 XB 480
Depósito Legal: M-1845-1983

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

Facultad de Ciencias

Sección de Biológicas

ESTUDIO GENERAL DEL SISTEMA NERVIOSO

DE "ARENICOLA MARINA" (L.),

CON ESPECIAL REFERENCIA A LOS

PLEXOS PARIETALES Y CADENA VENTRAL

MEMORIA

que, para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas,

presenta:

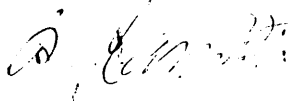
MARIA LUISA TELO LOPEZ

Madrid, mayo de 1980

Dr. D. ALFREDO CARRATO IBÁÑEZ, CATEDRÁTICO DEL DEPARTAMENTO DE
MORFOLOGÍA MICROSCÓPICA, POR ESTA FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS,

CERTIFICA: Que el trabajo presente ha sido reali-
zado bajo su dirección por Dña. MARIA LUISA TELO
LOPEZ, y que a su juicio, reúne las condiciones
necesarias para ser presentado como Tesis Docto-
ral.

Madrid, Mayo de 1980.



Firmado: D. Alfredo Carrato Ibáñez

AGRADECIMIENTO

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento:
Al profesor Dr. ALFREDO CARRATO IBÁÑEZ, director de este trabajo, dotado de excepcionales cualidades personales; con cuya ayuda, interés y sabios consejos he contado en todo momento; además de haber puesto a mi disposición los medios materiales necesarios para realizar esta tesis doctoral.

Al Dr. D. ADOLFO TOLEDANO y a todos los compañeros y el personal del Instituto Cajal, por su amabilidad y espíritu de colaboración. Tengo que destacar especialmente a las Srtas. Dña ELADIA DE LA PLAZA y Dña. PILAR ALBIÑANA, cuyas enseñanzas técnicas en los comienzos del presente trabajo, me fueron de mucha utilidad. Posteriormente Dña. EVA VALERO, siempre solícita y servicial, merece especialmente mi gratitud. En este capítulo no puedo dejar de mencionar a Dña. MARIA ANGUSTIAS PEREZ de TUDELA y a Dña. MARIA ANGELES LANGA que cumplen maravillosamente su misión de bibliotecarias..

En el departamento de Citología tengo también una deuda de gratitud con la Dra. Dña. AURORA GONZALEZ, quien me ha permitido utilizar su microcopio en algunas ocasiones.

Al Dr. D. RAFAEL ALVARADO BALLESTER, que muy atentamente me clasificó algunas especies de invertebrados; personalmente unas veces y otras por medio de sus colaboradores.

Al profesor Dr. GEORGE PHILLIPS WELLS que contestó muy amablemente mis preguntas, relacionadas con la bi-

II

bliografía sobre el sistema nervioso de ARENICOLA MARINA (L.); enviándome además cinco trabajos suyos que yo no poseía.

A mis familiares, que no han regateado jamás sacrificios y esfuerzos para ayudarme, en todo lo que estuvo a su alcance; principalmente recogiendo muestras en la playa.

El presente trabajo de investigación ha sido realizado en el laboratorio de "Citología e Histología Comparada" del Instituto Santiago Ramón y Cajal de C.S.I.C. de Madrid.

INDICE

I - OBJETIVOS, IMPORTANCIA Y JUSTIFICACION DEL PRESENTE	
TRABAJO	V
II - ALGUNAS ACLARACIONES TAXONOMICAS	1
III - MATERIAL	6
IV - METODOS	9
 A - SEGMENTACION	
Introducción	15
Resultados propios:	
a) Muestras vistas con lupa	17
b) Cortes vistos al microscopio	19
Discusión relativa a la segmentación	23
Conclusiones	25
 B - ESTRUCTURA GENERAL DEL SISTEMA NERVIOSO DE "ARENICO- LA MARINA" (L.)	
Resultados propios y Conclusiones:	
a) Muestras vistas con lupa	26
b) Muestras impregnadas con la leucobase de azul de metileno	26
c) Muestras impregnadas según el método de GOLGI	28
 C - PLEXOS PARIETALES	
Introducción	31

IV

Resultados propios.

a) Plexo intermuscular	33
b) Plexo subepitelial	35
c) Plexo submuscular	36
d) Ganglios podiales	37
e) Sistema ventrolateral	38
f) Nervios interanulares	40
Discusión	42
Conclusiones	45

D - CADENA GANGLIONAR VENTRAL

Introducción	48
Resultados propios	50
I.- Secciones horizontales	51
a) Ganglia subesofágica	54
b) Ganglios correspondientes a los primeros anillos quetíferos	56
c) Cadena ganglionar ventral, correspondiente a las porciones media y posterior del tronco	59
II.- Secciones sagitales	63
III.- Secciones frontales	68
Discusión relativa a algunos puntos cuestiona- bles de la cadena ventral	74
Conclusiones	79

OBJETIVOS, IMPORTANCIA Y JUSTIFICACION DEL PRESENTE TRABAJO

ARENICOLA MARINA (L.) es un conocido Poliqueto, que ha sido citado en múltiples trabajos, por sus movimientos rítmicos de carácter intermitente; es el ejemplo más clásico quizá de "reloj - viviente". La causa de esta actividad espontánea, obedece a determinados "marcapasos" que todavía no se conocen con seguridad.

Hemos creído que podría resultar interesante y útil, contribuir a un mejor conocimiento sobre la organización del sistema nervioso de este interesante Poliqueto, además de hacer un estudio sobre las estructuras implicadas en estas cuestiones; con el fin de llegar a conseguir una mayor comprensión de tales actividades cronometradas.

En el presente trabajo nos proponemos:

- A- Una mayor y nueva precisión sobre la segmentación del cuerpo; abordando al mismo tiempo un cambio de nomenclatura, que afecta al denominado hasta ahora "collar periesofágico".
- B- Investigación sobre la organización nerviosa en general.
- C- Plexos parietales
- D- Estudio de diversos puntos cuestionables, relacionados con la cadena "ganglionar" ventral.

Para conseguir una mayor claridad en la exposición, trata-

VI

remos por separado los "datos recogidos en la bibliografía", "resultados propios", "discusión" y "conclusiones" en cada uno de los apartados A, C y D.

ALGUNAS ACLARACIONES TAXONOMICAS

La primera alusión a un representante indiscutible del género "*Arenicola*", se encuentra en un estudio de BELON, titulado "DE AQUATILIBUS" (1553). Según esto, fue BELON el primer escritor que designó a este gusano con el nombre de "*Lumbricus marinus*".

RONDELETIUS (1554, 1555) y ALDROVANDUS (1602), citan también en sus obras al "*Lumbricus marinus*".

CAREW (1602) lo incluyó por primera vez en la literatura inglesa con el nombre de "*Lug*", que continúan utilizando los pescadores, como expresión de su característico movimiento de arrastre peristáltico.

WILLUGHBY, en la "HISTORIA DE INSECTOS" de RAY, amplía algunos detalles en la descripción de los caracteres externos e internos del gusano que nos ocupa.

LINNEO registró el "*Lumbricus marinus*" en el relato de su viaje por West Gothland (1747), y lo introdujo en la sexta edición de su "SYSTEMA NATURAE", bajo el nombre de "*Lumbricus maximus*"; aunque en la décima edición incluyó al género "*Lumbricus*" con las especies "*terrestris*" y "*marinus*" (1758).

DICQUEMARE (1779) le llamó "*Ver du Havre*"; OTTO FABRICIUS (1780) "*Lumbricus papillosus*"; PALLAS (1788) le denominó "*Nereis lumbricoides*".

Cada vez se hacían más ostensibles las diferencias entre el "*Lumbricus terrestris*" y el "*Lumbricus marinus*", por lo cual LAMARCK en 1801, fundó para la última especie el nuevo género "*Arenicola*", que reemplazó "*piscatorum*", y describió así: "Corpus molle, longum, annulatum, cylindricum, postice nudum; setarum fasciculi biserialis in parte media anticaque. Branchiarum externarum arbusculae aut penicilli ad basin fasciculorum dorsalium. Os terminale nudum. Oculi nulli". El mismo autor en un curso de Zoología, dió el nombre de "*Annélides*" a los gusanos segmentados de sangre roja (1802), que posteriormente clasificó en su "SYSTEME DES ANIMAUX SANS VERTEBRES" (1818), en "*Apodes*, *Antennées* y *Sédentaires*", correspondiendo el género "*Arenicole*" a la familia "*Dorsalées*" del orden "*Sédentaires*".

CUVIER en 1802 expuso un relato de las branquias y sistema vascular del "*Arenicole des pêcheurs*". El mismo autor, en sus "LEÇONS D'ANATOMIE COMPAREE", clasificó a los gusanos en dos series, según que poseyesen o estuviesen desprovistos de órganos externos de respiración; en "REGNE ANIMAL" (1817) clasificó a los Anélidos en "*Tubicoles*, *Dorsibranches* y *Abranches*".

SAVIGNY constituyó la familia "*Teletusae*" para el género "*Arenicola*" (1820).

GRUBE en 1850 consideró la distinción entre "*Oligochaeta*" y "*Polychaeta*", incluyendo la familia "*Teletusa*" en el último grupo, suborden "*Limivora*".

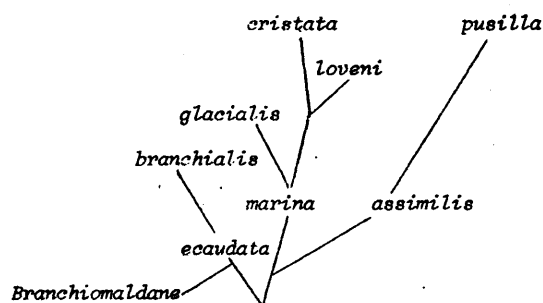
AUDOUIN y MILNE EDWARDS en 1883 incluyeron el género "*Arenicola*" en la familia "*Arenicolini*", que fue aceptada por QUATREFAGES, MESNIL y FAUVEL.

JOHNSTON (1835) propuso la denominación de "*Arenicolidae*", para esta familia.

Aparte de otros sinónimos, entre los cuales destaca el de "*Clime-nides sulphurea*" (CLAPAREDE 1863; FAUVEL 1905); el gusano "*Arenicola*" fue designado con los nombres específicos de: "*carbonaria*", "*clavatus*", "*natalis*", "*papillosa*" y "*tinctoria*". No obstante, en la mayoría de los escritores, prevaleció el nombre de "*Arenicola piscatorium*" de CLAMACK, con algunas excepciones como TEMPLETON (1836) y DESMAREST (1859) que utilizaron el nombre de "*Arenicola marina*"; con este nombre fue designado por MALMGREN en 1868; CLAPAREDE, siguiendo su ejemplo, se inclinó por el nombre específico con el que le había designado LINNEO en la décima edición de su "SYSTEMA", y, desde entonces, se impuso como correcta la denominación de "*Arenicola marina*" (L.).

"*Branchiomaldane Vincenti*" (LANGERHANS) fue considerado, durante algún tiempo por FAUVEL (1899 a, b), una especie de *Arenicola*; por su gran parecido a una *A. ecaudata* postlarval.

Casi toda esta información ha sido extraída de la obra de ASHWORTH, J.H.: CATALOGUE OF THE CHAETOPODA IN THE BRITISH MUSEUM. A. Polychaeta. Part. I, *Arenicolidae*, London 1912.- Su autor esquematiza las especies del género "*Arenicola*", que se habían diferenciado hasta entonces, del modo siguiente:



Según la clave de ASHWORTH (1912) para las especies del género "*Arenicola*", provistas de cola, reproducimos la siguiente descripción:

- 1.- Nineteen or twenty chaetiferous segments; thirteen (or twelve) pairs of gills, the first on the seventh or eighth segment.....2.
- 2.- Neuropodia of the posterior branchial segments long, their grooves extending almost to the mid-ventral line; one pair of oesophageal glands; one pair of septal pouches.....3.

- 3.- Lobes of the prostomium almost equal in size; nephridia opening on the fourth to the ninth segments; septal pouches small; statocysts each with a tube leading to the exterior, and with numerous statoliths (sand-grains) marina.

Anteriormente, F.W.GAMBLE y J.H.ASHWORTH (1899) habían encontrado en las costa de Lancashire la variedad que llamaron "*de las laminarias*", o "*worms*", y la distinguieron de la variedad "*litoral*", o "*lugs*", por su mayor tamaño, por sus branquias pinnadas en forma de a banico y por poseer dos anillos entre el 2° y 3° quetíferos normales, aparte de otras características de menor importancia.

Ya en 1898, MESNIL había distinguido en la fam. "*Arenicolidae*" tres géneros: "*Branchiomaldane*, *Arenicola* y *Arenicolides*", incluyendo bajo la denominación de "*Arenicola*" a las especies provistas de cola aqueta y en "*Arenicolides*" a "*A. branchialis*" y "*A. ecaudata*".

El Dr. G.P.WELLS (1959), compartiendo la opinión de MESNIL, afirmó que los caracteres que separan las formas provistas de cola, de las que no la tienen, son más que suficientes para garantizar una distinción genérica. Al mismo tiempo, propuso reconocer las series divergentes de ASHWORTH, para las especies provistas de cola, como géneros distintos; teniendo en cuenta las profundas diferencias que existen entre estos grupos. Según este criterio, la familia *Arenicolidae*, JOHNSTON 1835, quedaría repartida en cuatro géneros:

- 1: El género *Arenicola* LAMARCK 1801, quedaría restringido a las especies: *marina* (*Lumbricus marinus* LINNAEUS 1758); *crustata* STIMPSON 1856; *loveni* KINBERG, 1866; *glacialis* MURDOCH, 1885, que es probablemente una forma de "*marina*" (véase WELLS, 1957); *glaselli* BERKELEY y BERKELEY 1939, que puede ser una forma de "*crustata*" (véase FAUVEL, 1950).
- 2: El nuevo género *Abarenicola* WELLS 1959, comprendería las especies: *claparedii* LEVINSSEN 1883; *pusilla* (QUATREFAGES, 1865); *pacifica* HEALY y WELLS, 1959; *vagabunda* HEALY y WELLS, 1959; *assimilis* (EHLERS, 1897).
- 3: El género *Arenicolides* MESNIL 1898, comprendería: *ecaudata* JOHNSTON 1835; *branchialis* (AUDOUIN y EDWARDS 1833), de la que "*grubii*" (CLAPAREDE 1868) es un sinónimo.
- 4: El género *Branchiomaldane* LANGERHANS 1861, con la única especie *vincenti* LANGERHANS 1881.

Estudios posteriores sobre criterios taxonómicos condujeron al profesor G.P.WELLS a considerar la ecología, juntamente con la anatomía interna de estos gusanos, para su clasificación. En 1963, en su obra "*BARRIERS AND SPECIATION IN LUGWORMS (Arenicolidae, Polychaeta)*", explica las posibles causas de la distribución de branquias, nefridios y anillos setíferos a lo largo del cuerpo en las diferentes especies.

Los fundamentos para la nueva diagnosis están basados principal-

mente en la posesión de las glándulas esofágicas, reemplazadas en ocasiones por una fila de ciegos a cada lado del esófago. También varía en las distintas especies el desarrollo de las bolsas septales, que pueden incluso faltar. Los estatocitos, que pueden tener conductos abiertos al exterior, que pueden estar cerrados, o haber desaparecido por completo; quedando en su lugar un par de amplias depresiones. Así mismo son caracteres significativos la ramificación de las branquias y, en algunos casos, la presencia de caperuzas, cubriendo los nefridioporos.

Como resultado de sus investigaciones, G.P. WELLS 1963, reagrupa las especies caudadas de *Arenicola* en dos géneros, cada uno de los cuales consta de seis especies, con algunas sub-especies. Nos parece interesante incluir aquí la reproducción de esta clasificación, así como de su correspondiente distribución geográfica.

"Arenicola marina marina" (L.) se encuentra casi exclusivamente en las costas del Atlántico Norte.

MATERIAL

En la desembocadura de la ría coruñesa, denominada "RIA DEL BURGO", hay una zona intermareal, de arena fangosa, en la cual hemos recogido la totalidad de las muestras del gusano poliqueto "*Arenicola marina*" (L.), utilizadas en nuestras investigaciones. Este material ha sido recolectado durante los años 1970 y sucesivos hasta 1978, en diversos meses y, especialmente, en época de mareas vivas. La cantidad de ejemplares que hemos utilizado, calculamos que se eleva a varios centenares.

Aproximadamente una hora antes de la bajamar, se pueden observar, en la zona ya citada, gran cantidad de montoncitos de finos cilindros de arena, que resultan de la defecación del *Arenicola marina* (L.) y coinciden con el final de conducto más estrecho de la cola, correspondiente a sus características galerías en forma de mango de paraguas invertido; el conducto de la cabeza normalmente es más corto, al estar interrumpido por una columna de arena, que sirve para su alimentación, y va bajando lentamente, lo que se traduce en una depresión exterior. Las paredes de la galería están endurecidas por las secreciones de la mucosa epidérmica del gusano. La profundidad que alcanzan las galerías está en relación con el tamaño de las muestras que las ocupan, las más voluminosas pueden encontrarse a una profundidad de 35 cm. aproximadamente, mientras que las más pequeñas están muy próximas a la superficie. Se puede comprobar que estos poliquetos construyen sus tubos con mucha rapidez; en lugares donde haya quedado removida toda la arena, aparecerán en la bajamar siguiente sus famosas galerías recién construidas, con los acúmulos de deyecciones.

Arenicola marina (L.) es un gusano cilíndrico, alcanza de adulto una longitud aproximada de 6 a 18 cm.; 12 cm. como término medio, con un diámetro de 0,5 a 1 cm aproximadamente. Hemos estudiado muestras de todos los tamaños, incluso larvas microscópicas identificables, las larvas trocóforas que hemos visto, no podemos asegurar que correspondiesen a este poliqueto.

La especie es dioica. Al final del verano aparecen los gusanos más hinchados y de color blanquecino; sus cavidades celómicas están entonces repletas de ovocitos en las hembras y de masas discoidales de espermatozoides en los machos. Los óvulos dan un color amarillento al fluido celómico y se acumulan en gran cantidad junto al 4° septo (Lámina 1); en tan to que las muestras masculinas poseen el fluido celómico de co lor blanquecino y (poseen) los vasos gonadales especialmente hin chados, asociados con los nefridios; las colas de los espermatozoides sobresalen en las acumulaciones discoidales (Lámina 2). Durante el mes de octubre tiene lugar el apareamiento y la pues ta; a continuación, aproximadamente durante la primera semana de noviembre, perecen gran cantidad de adultos; como consecuencia de este fenómeno, el número de acúmulos de excrementos en la playa queda sorprendentemente reducido.

Cuando se les coge, los *Arenicola marina* (L.) segregan un líquido de color verdoso amarillento, que contiene un pigmento, designado por LIGNAC (1945) con el nombre de "arenicocromo". La epidermis de estos gusanos contiene un segundo pigmento semejante a la melanina; las muestras jóvenes se encuentran muy poco pigmentadas y la delgada pared del cuerpo es casi transparente, mientras que las de más edad suelen estar muy oscurecidas.

FAUNA ACOMPAÑANTE

Asociados a la especie que nos ocupa, hemos encontrado los Bivalvos: "*Scrobicularia plana*", "*Cardium edule*" y "*Tapes aurea*"; los gusanos: "*Nereis diversicolor*", "*Glycera convulsa*", "*Nephtys hombergii*" y "*Nerine sp.*"; los Nemer-
tinos: "*Cerebratulus marginatus*" y "*Tubulanus ruber*".

MÉTODOS

Un día entero deben tenerse las muestras de "Arenicola Marina" (L.) en agua de mar con algunas algas, cambiándoles el agua cada 8 horas aproximadamente; para que expulsen la arena.

Antes de su fijación definitiva, deben ser aletargadas enteras en un cristizador, para evitar las contracciones violentas, en:

Cloruro magnésico 4%, agua de mar

6

Alcohol de 96° al 15%, agua de mar

Pueden conservarse durante mucho tiempo en:

Alcohol de 96° al 80%, agua de mar

6

Formol al 12%, agua de mar

Hemos empleado los métodos histológicos que a continuación enumeramos:

- 1.- Coloraciones ultraviales de rongalita-azul de metileno
- 2.- Hematoxilina de Carazzi-eoxina
- 3.- Nissl
- 4.- Bielchowsky
- 5.- Golgi
- 6.- Kiernan

Las preparaciones así obtenidas fueron observadas y fotografiadas, la mayoría de las veces, con un microscopio LEITZ WETZLAR, mediante los objetivos:

1: 170/. PL 2,5/0,08

- 2: 170/. NPL 6.3/0,20
- 3: 170/.NPL 16/0,40
- 4: 170/0,17 NPL 40/0,65

Para conseguir fotografías panorámicas, hemos utilizado también un dispositivo fotográfico ARISP^{TO}HOT (LEITZ); mediante el objetivo 24.

1.- Coloraciones ultraviales de rongalita-azul de metileno

Hemos preparado el colorante tal como propone SMITH, J.E. (1946). A 20c.c. de 0,5% de azul de metileno (GRUBLER) disuelto en agua destilada, se añadió una gota de ClH concentrado. Después de agitar la solución durante un minuto aproximadamente, se filtra, añadiéndose a continuación 2c.c. de rongalita blanca al 12% en agua destilada. Se calienta esta mezcla suavemente hasta que comience a echar vapores; el azul de metileno se reduce a su leucobase; la reacción, una vez comenzada es bastante rápida, cambiando primero la disolución azul a un color verde manzana y después a un fluido incoloro, en el que está suspendido un precipitado amarillo. Después de filtrada, la solución puede dejarse tapada hasta el día siguiente. Esta solución madre se mezcla con agua de mar en la proporción de 1-100.

Hemos extraído el fluido celómico de las muestras vivas y anestesiadas de Arenicola Marina (L.) sustituyéndole por la solución preparada; al cabo de 24 horas procedemos a hacer la disección correspondiente. Si se trata de examinar la proboscis, hay que tener en cuenta que el colorante no pasa a través de los diafragmas anteriores y entonces es conveniente recortarlos previamente.

Para fijar las preparaciones, hemos utilizado soluciones de molibdato amónico, siguiendo algunos de los procedi-

mientos recomendados por ALEXANDROWICZ, J.S. (1951):

- 1) Molibdato amónico 10%.....100 c.c.
Sacarosa..... 17 g.
- 2) Molibdato amónico 8%..... 90 c.c.
Cloruro de platino 1%..... 3 c.c.
Tetróxido de osmio 2%..... 3 gotas

También hemos utilizado el método propuesto por LANG, A.G. (1937), añadiendo azul de metileno a saturación en cada uno de los pases de la serie, para evitar que se decolorasen las preparaciones.

Las preparaciones colocadas sobre el porta-objetos fueron deshidratadas en alcohol etílico, aclaradas en xilol y montadas en bálsamo del Canadá neutro.

Como al hacer las fijaciones se pierden algunos detalles, conviene hacer comparaciones con los resultados obtenidos por otros procedimientos.

2.- Hematoxilina de Carazzi-eosina

Los cortes, una vez desparafinados, se lavan en agua destilada y se pasan durante 10 minutos a la mezcla siguiente:

Agua destilada.....	400	c.c.
Glicerina.....	100	c.c.
Alumbre potásico (polvo).....	25	g.
Yodato potásico.....	0,10	g.
Hematoxilina.....	0,50	g.

Se lava en abundante cantidad de agua y se sumergiendo 9 segundos en eosina al 1%. A continuación lavar, deshidratar, aclarar y montar, utilizando alcohol de 80°-96°-absoluto, carboxilol, xilol y bálsamo.

3.- Tinción de Nissl

- 1° Desparafinar con xilol, alcohol de 96° y lavar.
- 2° Azul de toluidina al 1%, o violeta de cresilo en la misma proporción; durante 20 minutos.
- 3° Lavar.
- 4° Si es preciso, decolorar con alcohol de 96° y unas gotas de ácido acético.
- 5° Deshidratar con alcohol de 96° y absoluto.
- 6° Toluol.
- 7° Bálsamo.

4.- Bielchowsky (en bloque)

Las piezas, fijadas en formol, se lavan; a continuación

- 1° Piridina al 50%, de 3 a 4 días a la temperatura ambiente.
- 2° Lavado en agua corriente de 12 a 24 horas, luego lavado en agua destilada, renovándola varias veces, de 12 a 24 horas.
- 3° Nitrato de plata al 3% de 3 a 5 días a 36°C de temperatura.
- 4° Lavado rápido en agua destilada.
- 5° Plata amoniacal diluida al 5%, durante 24 horas. La plata amoniacal se prepara de la siguiente forma:

NO_3Ag al 10%..... 5 c.c.
 KOH al 40%..... 5 gotas
 NH_4OH 4 gotas
 Agua destilada..... 25 c.c.
 Se filtra y se diluye en 100 c.c. de agua destilada.

- 6° Lavado en agua destilada durante 1 a 3 horas, cambiándola varias veces.

7° Reducción en formol neutro (con creta) al 10% durante 10 a 12 horas.

8° Lavado en agua destilada, 10 minutos.

9° Inclusión rápida en parafina.

5.- Método rápido de Golgi (según Cajal)

Las piezas serán seccionadas con instrumentos muy cortantes, para evitar todo magullamiento. Los cortes no deben pasar de 4 mm. de espesor. Los trocitos son colocados durante 1 a 3 días en la mezcla siguiente:

Bicromato potásico al 3%.....20 c.c.

Acido ósmico al 1%..... 6 c.c.

Esta es la cantidad necesaria para dos o tres bloques de 4 mm. de lado.

Es preferible poner las piezas en sitio oscuro, para evitar los precipitados; la temperatura más favorable es de 20° - 26°.

Lavado de las piezas en nitrato de plata al 0,75%. Inmersión de las piezas, durante uno o dos días en abundante cantidad de nitrato de plata al 0,75%, procurando distribuir las de manera que estén bien separadas unas de otras.

Al extraer las piezas de la disolución de nitrato de plata, se deshidratan en alcohol absoluto durante 5-20 minutos.

Los cortes realizados con el microtomo de congelación son recogidas en el porta-objetos, deshidratados en alcohol de 70°, 96° y absoluto, aclarados en esencia de clavos; tratados con xilol y recubiertos con sucesivas capas de bálsamo del Canadá.

En algunas ocasiones, hemos aplicado con éxito la fórmula de SANCHEZ para invertebrados.

6.- Procedimiento de Kiernan, J.A. para coloración de axo-

nes en cortes de parafina (J. Anat. CIX/I, 97-114, 1971)

- 1° Llevar los cortes hasta el agua destilada. Quitar, si es necesario, el sublimado con lugol y con hiposulfito sódico.
- 2° Baño de plata, 2 horas a 55-60°C, solución recientemente preparada :

Nitrato de plata al 1%	100 c.c.
, Urea	20 g.
Cianuro de mercurio en sol. saturada en	
ácido pícrico al 1%	1 gota
- 3° Lavar tres veces en agua destilada.
- 4° Reducir en reductor de Bodian: hidroquinona al 1% y sulfito sódico al 5% en agua destilada a partes iguales, 5 minutos.
- 5° Lavar tres veces en agua (destilada o desionizada o blanda corriente).
- 6° Virar en cloruro de oro al 1% con una gota de ácido acético por 100 c.c., 5 minutos.
- 7° Lavar tres veces en agua.
- 8° Reducir en ácido oxálico al 1%, 3-5 minutos.
- 9° Lavar dos veces en agua.
- 10° Fijar en tiosulfato sódico 5%, 5 minutos.
- 11° Lavar, deshidratar, aclarar y montar.

A - SEGMENTACION

INTRODUCCIÓN

La metamerización en el poliqueto *Arenicola Marina* (L.) y la distribución de sus órganos, tanto externos como internos, no están sujetos a un patrón bien definido, sino que presentan amplias variaciones, especialmente en su parte anterior; consideramos, por consiguiente, que corresponde a un modelo con un alto grado de segmentación heterónoma.

Cada segmento consta normalmente de cinco anillos, de los cuales el penúltimo es el anillo quetífero, que destaca de los otros cuatro que componen el segmento, por su mayor tamaño y por presentar los cíngulos parapodiales, provistos de un par de notopodios dorsales y de las placas neuropodiales ventrolaterales. Desde el 8° segmento quetífero, aparecen las arborizaciones branquiales, situadas detrás de los haces de quetas notopodiales.

DATOS RECOGIDOS EN LA BIBLIOGRAFIA

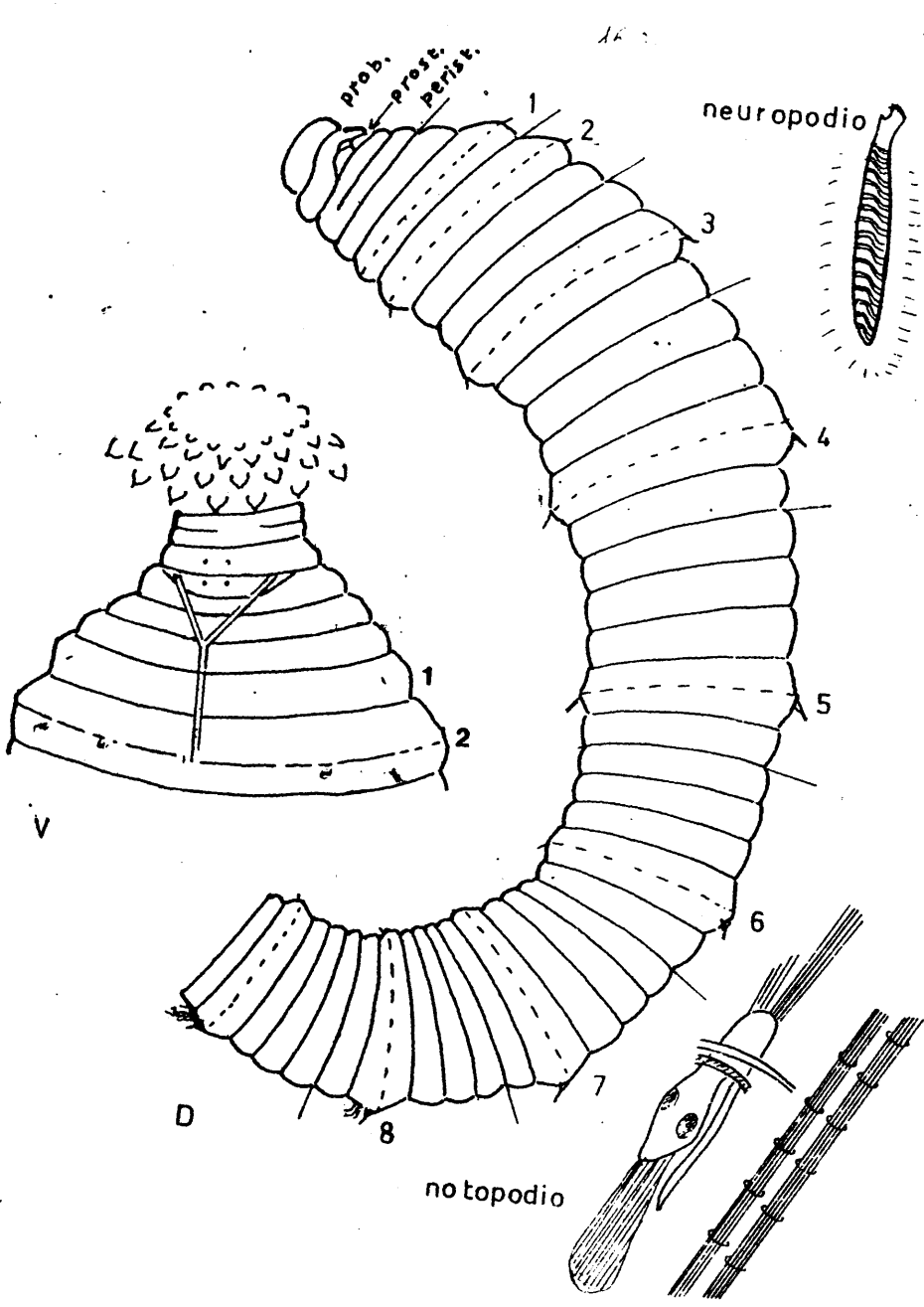
AUDOUIN y MILNE EDWARDS (1834), los Drs. GAMBLE y ASHWORTH (1899) y FAUVEL (1927), consideraron en esta especie tres regiones: una anterior con quetas y desprovista de branquias; una media, quetífera y branquial, y una posterior o cola, sin quetas ni branquias.

El Dr. ASHWORTH (1912), escribe que entre el margen anterior del primer segmento quetífero y el prostomio, hay una región que, en la mayoría de las especies adultas de *Arenicola*, está subdividida por surcos circundantes en tres, cuatro, o más anillos. Existen buenas razones para afirmar que esta región está compuesta por el peristomio, provisto de estatocistos, y un segmento corporal, el metastomio, que está sin quetas en el adulto, y aparece generalmente separado del peristomio por un surco. En etapas postlarvales posteriores, el peristomio y el segmento en cuestión se subdividen en anillos secunda

rios, de forma que la segmentación se oscurece. Frecuentemente sucede que el surco original entre el peristomio y el segmento siguiente permanece más destacado que los formados posteriormente, y es reconocible incluso en el adulto.

En este segundo segmento, los profesores EHLERS, BENHAM y FAUVEL han observado una queta, lo que demuestra que es un verdadero segmento quetífero.

El Dr. WELLS (1950, 1952) por su parte, escribe que delante del primer segmento quetífero existe una zona corta, de forma cónica, "la cabeza" del gusano, compuesta por el prostomio y uno o dos segmentos que han perdido sus apéndices. Toda esta zona está soldada en un conjunto funcional y estructural, principalmente relacionado con la actividad de la proboscis y su metamerismo es muy difícil de comprender. Sobre la subdivisión del cuerpo, tomando como referencia la disposición de las branquias, este autor opina que es un criterio erróneo. Considera acertado no obstante, incluir en la región central a los tabiques I, III y IV conocidos ordinariamente como "diafragmas"; así como a los vasos del tabique VII, que forman los ventrículos. El mismo autor (1963) manifiesta que, en la mayor parte de los gusanos, el tronco está formado por 19 "setíferos"; la anomalía más corriente es la presencia de un setífero extra incompleto.



RESULTADOS PROPIOS

a) MUESTRAS VISTAS CON LUPA. (Esquema I)

Estudiando con lupa de 25-50 aumentos la morfología externa de *Arenicola marina* (L.), observamos que la separación entre la cabeza y el tronco es imprecisa. La interpretación más idónea, a nuestro juicio, podría ser la siguiente:

La cabeza: Es la región anterior del cuerpo, está provista de los principales órganos sensoriales y de la boca. Comprende dos partes:

1 - EL PROSTOMIO; carece de apéndices sensoriales, tentáculos o palpos, es trilobulado y está cubierto dorsalmente por el labio dorsal de la bolsa de la nuca. Recortando el labio dorsal mencionado, se comprueba que el prostomio solamente es tribulado en la parte anterior, la que se asoma por el surco cóncavo de la parte superior del órgano nual; el lóbulo central no llega a la parte posterior, posee una pequeña prolongación hacia delante y está rodeado por una hendidura que lo separa de los lóbulos laterales.

2 - EL PERISTOMIO; está separado del prostomio por el surco nual. Dorsalmente aparece integrado por dos anillos, entre los cuales se abren los conductos de los estaticos, uno de cada lado. A esta región pertenecen: el labio dorsal de la bolsa de la nuca, que cubre parcialmente al prostomio, y el labio superior, provisto de grandes papilas, bordeando ventralmente al mismo prostomio y cubriendo la boca. A continuación del orificio bucal el peristomio presenta ventralmente algunos anillos y se pliega durante la extrusión de la proboscis. En las muestras adul -

tas, la boca aparece en el extremo anterior, situada ventralmente; a continuación el labio superior, delante del prostomio.

El tronco: Consta de veinte segmentos, provistos de la correspondiente parapodia.

El primer segmento, presenta quetas vestigiales en el último anillo; en esta región, o segmento, se unen ventralmente los cordones periesofágicos para iniciar la cadena ventral.

El segundo segmento quetífero normal, constituido por dos anillos: el setífero y el siguiente. El tercer segmento constituido por tres anillos: el setífero y los dos adyacentes. El cuarto segmento con cuatro anillos, el penúltimo setífero. Los dieciséis segmentos restantes presentan cinco anillos cada uno, de los cuales el penúltimo lleva los parápodos.

Los anillos parapodiales resultan posiblemente de la fusión de dos anillos contiguos, el primero es más abultado y presenta una cresta (hinge-line, WELLS 1950), detrás de la cresta están localizados los parápodos. Las crestas más prominentes son las correspondientes a los anillos setíferos segundo, tercero y cuarto.

Viendo al microscopio las quetas notopodiales, hemos encontrado que a veces aparecen estriadas longitudinalmente y presentan abultamientos discoidales transversales equidistantes.

Las quetas neuropodiales, más que una fila de ganchos sigmoideos, hemos visto que representan una especie de grapas que unen los bordes de una hendidura; al desespiralizarse, la fila de neuroquistas queda en línea recta y sobresale. Con facilidad pueden romperse por el punto apical exterior y entonces aparecen con el aspecto conocido.

Los nefridioporos se encuentran localizados des

de el quinto al décimo segmentos del tronco, lo que significa que en el *Arenicola Marina* (L.) solamente se han desarrollado seis pares de nefridios. Los restantes son rudimentarios.

Las branquias, rojas y arborescentes, están situadas dorsalmente, desde el octavo al vigésimo segmentos del tronco. Teniendo en cuenta que el primero o dos primeros pares están casi atrofiadas, resulta que las branquias vienen a encontrarse detrás de los nefridios.

En ejemplares poco pigmentados, puede notarse por transparencia el vaso sanguíneo dorsal.

En la región ventral destaca en su línea mediana la cuerda nerviosa ventral, longitudinal.

La región caudal, o posterior, es más delgada y en esta especie está desprovista de branquias y parápodos; su longitud, así como el número de segmentos que la componen, varía bastante de unas muestras a otras. A partir de una zona de crecimiento pigdial, se forman los cortos segmentos de reserva, que luego se van alargando; por consiguiente, los más largos serán los segmentos del extremo posterior.

b) CORTES VISTOS AL MICROSCOPIO. (Esquema II)

Nuestras preparaciones de secciones horizontales de pequeñas muestras de dos centímetros de longitud, con la proboscis extruída, concuerdan exactamente con lo que habíamos visto exteriormente. En ellas distinguimos: (Lam. 3 y 4).

1 - El prostomio trilobulado, sin apéndices sensoriales está separado por el surco nuchal del segmento siguiente, y por el labio superior de la masa bucal.

2 - El peristomio, constituido dorsalmente por dos anillos separados por una hendidura, en la que se encuentra localizados los estatocistos, uno a cada lado; se nota claramente que los estatocistos son invaginaciones epidérmicas abiertas al exterior, que presentan varios estatolitos (según EHLERS, 1892, representan cirros prostomiales modificados). El peristomio aparece perforado por el orificio bucal y presenta ventralmente dos cordones nerviosos que convergen en la región ventral; sus hendiduras interanulares no coinciden exactamente con las que se distinguen en la región dorsal. Dos anillos consecutivos pueden aparecer ventralmente plegados, pudiendo observarse dos músculos longitudinales que se acortan durante la extrusión de la proboscis; la soldadura de tales músculos origina en la pared del cuerpo, situada entre los cordones nerviosos, llamados corrientemente "periesofágicos" cuatro puntos de inserción, que se pueden distinguir exteriormente en los gusanos vivos, así como también en secciones frontales de muestras con la trompa extruida. (Esquema I).

3 - El primer segmento quetífero, denominado corrientemente metastomio; ésta es la región más conflictiva. Nosotros ya habíamos visto en este segmento un par de notopodios con quetas, en muestras adultas; esta observación queda corroborada con los notopodios que volvemos a encontrar, y cuyas fotografías exhibimos, en las pequeñas muestras que estamos estudiando. Este segmento está constituido por dos anillos, el quetífero y el precedente, que lateralmente se subdivide en dos; se encuentra bien delimitado por incisiones marcadas, que lo separan del segmento anterior, o peristomio, y del siguiente, el segundo segmento quetífero, con quetas bien visibles. (láminas 5 y 6).

4 - El aparato considerado por el Dr. WELLS (1952)

como primer diafragma, formado por dos láminas; la vaina retractor y la membrana gular. Estas láminas delimitan dos cavidades anteriores; el celoma de la cabeza, delante de la vaina retractor, y la cavidad paraesofágica, entre las dos láminas mencionadas.

5 - El segundo segmento quetífero, formado por dos anillos, el primero con quetas bien visibles y el siguiente; a continuación de este segundo segmento quetífero, distinguimos el segundo diafragma (que no vió ASHWORTH).

6 - El tercer segmento quetífero, formado por tres anillos, el quetífero en el medio. Al final de este segmento encontramos el tercer diafragma. Dorsalmente apreciamos en este segmento el vaso dorsal, del cual salen algunas ramas laterales.

7 - El cuarto segmento quetífero, constituido por cuatro anillos. En este segmento encontramos un detalle que no habíamos visto en la bibliografía consultada; es que después de atravesar el diafragma que lo limita anteriormente, el vaso sanguíneo dorsal presenta amplias dilataciones. Posteriormente este segmento aparece limitado por el cuarto diafragma, que envuelve por encima a los ciegos esofágicos y va a unirse lateralmente a la pared del cuerpo, por detrás del segmento posterior al anillo quetífero.

La segmentación externa del gusano corresponde con los tabiques interiores en lo que atañe a los cuatro primeros segmentos quetíferos, limitados posteriormente por septos. Estos primeros segmentos pueden ser retraídos o alargados considerablemente. (JUST 1924, los considera incluidos en la región de la "cabeza", aclarando que es una distinción puramente fisiológica).

8 - Los dieciséis restantes segmentos del tronco, están constituidos por cinco anillos cada uno; el quetífero es el penúltimo, según la disposición de los vasos sanguíneos, pues los septos han desaparecido.

9 - La cola, formada por una sucesión de segmentos semejantes, separados por septos.

(Las muestras utilizadas en estas preparaciones , habían sido impregnadas previamente en nitrato de plata, según el método de BIELCHOWSKY)

DISCUSIÓN RELATIVA A LA SEGMENTACIÓN

Por lo que se ha demostrado, nosotros hemos visto el primer par de quetas vestigiales, que ya habían observado los profesores: EHLERS, BENHAM, MESNIL y FAUVEL; lo que nos ha hecho considerar posible la inclusión en el tronco de este primer segmento quetífero; pues, a nuestro juicio, el segmento denominado "metastomio", representa el primer segmento notopodial, correspondiente a la región del tronco. Si bien es verdad que, como las quetas son ya vestigiales, tampoco es desacertado incluirlo en la cabeza, por las razones que expone el Prof. WELLS. También hemos visto la localización del segundo diafragma, que menciona la Dra. KERNACK (1954). Exponemos un esquema original basado en la distribución de los primeros segmentos quetíferos, separados por los correspondientes septos.

Hemos observado que las crestas más prominentes son las correspondientes a los anillos quetíferos, segundo, tercero y cuarto.

La observación microscópica de las quetas notopodiales ha dado como resultado que pueden presentar estrías longitudinales y abultamientos discoidales de las que no existe referencia alguna. (Esquema I).

En cuanto a las quetas neuropodiales, resulta todavía más sorprendente el descubrir que pueden presentar un aspecto muy diferente del que aparecen representadas en toda la bibliografía que hemos consultado. (Esquema I).

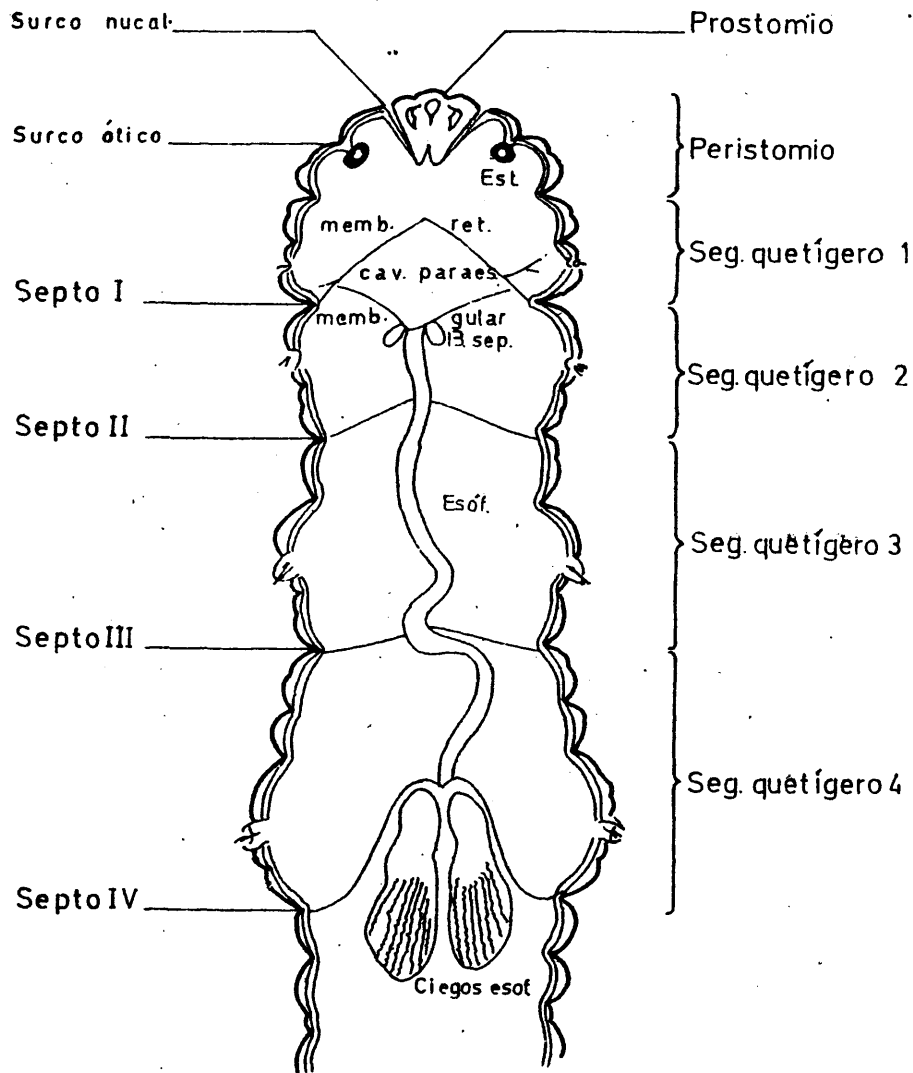
De los nefridios vestigiales, aparte de los seis primeros, tampoco tenemos ninguna referencia bibliográfica.

No nos parece adecuada la denominación de "collar periesofágico", pero tampoco encontramos satisfactoria la

de "conectivos perientéricos", propuesta por la Dra. Hyman (1951); la primera por imprecisa y porque vamos a designar con esa denominación a un collar o anillo ganglionar situado al principio del esófago; la segunda porque consideramos que el aparato estomodeal no es un órgano exactamente entérico sino ectodérmico. (como demostraremos en otro capítulo).

2467

II



CONCLUSIONES

Como conclusiones principales de los resultados obtenidos que han sido discutidos, somos partidarios de hacer una modificación de la nomenclatura en lo que se refiere:

a) Al "collar periesofágico" o "circumfaríngeo".

Además de la imprecisión que supone esta denominación, hemos encontrado otros anillos ganglionares en el aparato estomodeal de *Arenicola marina* (L.), que expondremos más adelante. Por estas razones, nos ha parecido inevitable la necesidad de alterar la nomenclatura tradicional, inclinándonos por designar a este par de auténticos cordones nerviosos con la denominación de COLLAR PERISTOMIAL, que nos parece la más correcta, porque se encuentra en el peristomio, rodeando al órgano estomodeal; susceptible en este caso de ser proyectado al exterior.

b) Al "metastomio". Por lo que hemos expuesto sugerimos la posibilidad de considerar la región denominada "metastomio" como un indudable segmento quetífero y por consiguiente, incluirla en la región del tronco. Con esta distribución, el tronco quedaría constituido por veinte segmentos parapodiales correspondientes a una organización más primitiva.

Nos llama la atención no obstante, el hecho de que los dos primeros segmentos quetíferos aparezcan simétricamente dispuestos con relación al septo I, que a su vez aparece desdoblado, en la vaina retractora y la membrana gular, con una estructura histológica simétricamente recíproca.

B-ESTRUCTURA GENERAL DEL SISTEMA NERVIOSO DE "ARENICOLA MARINA" (L.)

RESULTADOS PROPIOS

a) MUESTRAS VISTAS CON LUPA

Con la ayuda de una lupa binocular de 25-50 aumentos, abrimos una muestra del gusano *Arenicola marina* (L.), previamente anestesiada, por la línea media dorsal. Continuamos la disección, haciendo la ablación de la totalidad del tubo digestivo y extirpando los nefridios. Si es hembra y está repleta de huevos, lavamos el interior de la pared del cuerpo que queda al descubierto, arrojando agua de mar con una jeringa. Se puede percibir de este modo el clásico sistema nervioso central, constituido por: el cerdero, en la parte anterior; el collar peristomial, cuyas ramas dibujan una semicircunferencia a cada lado del peristomio, y la cadena ganglionar ventral, que se extiende a lo largo de todo el tronco del gusano, destacando como un grueso cordón más claro bordeado de rojo por vasos sanguíneos.

b) MUESTRAS IMPREGNADAS CON LA LEUCOBASE DE AZUL DE METILENO

Para hacer más ostensible el sistema nervioso y poder estudiarlo con más detalle, es preciso utilizar coloraciones intravitales de "azul de metileno" y sumergir en ellas, el tiempo suficiente, la pared del cuerpo del gusano, hasta conseguir que se colorean los elementos nerviosos. Por este procedimiento se colorean no sólo las partes mencionadas, sino también las ramas transversales que, sa-

liendo de la cuerda ventral por ambos lados, envuelven el cuerpo de *Arenicola marina* (L.), apareciendo incrustadas en las hendiduras interanulares. Cada segmento, como ya hemos dicho, está subdividido en cinco anillos; luego, entre los nervios transversales mencionados, solamente serán auténticos nervios intersegmentales, los pares que estén situados detrás de los anillos siguientes a los que contienen los parápodos; las demás parejas serán simplemente nervios interanulares.

Observando los anillos parapodiales, se nota en seguida que son más anchos, casi el doble que los demás; en su región dorsal puede apreciarse con frecuencia la existencia de un sexto nervio, al que llamaremos : nervio interanular parapodial dorsal, que en muchos casos se prolonga lateralmente, por debajo de los notopodios, y en ocasiones aparece escindido en dos, bordeando los neuropodios, hasta las proximidades de la "cadena ventral".

Para conseguir nuestro esquema n°3, relativo al sistema nervioso de *Arenicola marina* (L.) hemos hecho disecciones, abriendo dorsalmente estos poliquetos, no por la línea media, sino por la que pasa sobre los notopodios del lado derecho. Con esto queremos hacer constar la importancia que consideramos le corresponde precisamente al cordón o línea nerviosa dorsal, que se extiende por la línea media dorsal, a lo largo de todo el cuerpo de estos gusanos; por contener una concentración de elementos nerviosos; por estar directamente relacionada con el cerebro, y por su correspondencia topográfica con el tubo nervioso medular de los Vertebrados (epineuria).

También destacamos en nuestro esquema los cordones notopodiales, o líneas nerviosas laterales I, situadas uniendo las bases de los notopodios de cada lado y, por consiguiente, los ganglios podiales con ellos relacionados. Estos cordones nerviosos van a parar a ambos lados del ce-

rebros, pasando por los estatocistos correspondientes.

Con las coloraciones vitales aparecen intensamente teñidos los nefridios vestigiales y segmentales que posee *Arenicola marina* (L.), su extremo posterior acaba próxima al punto en que se cruzan la hendidura interanular parapodial con la línea nerviosa longitudinal II, que pasa por la parte superior de los neuropodios y, por consiguiente de los nefridioporos.

c) MUESTRAS IMPREGNADAS SEGUN EL METODO DE GOLGI

Mediante la impregnación argéntica, según el método de Golgi, destaca en el gusano poliqueto *Arenicola marina* (L.) un sistema nervioso parietal, constituido por una serie de cordones longitudinales, argentófilos, aproximadamente paralelos, cruzados por otros cordones transversales. Es por lo tanto, un sistema nervioso plexiforme, respondiendo al primitivo, de tipo barril descrito por la Dra. HYMAN (1951), para otros invertebrados. Sobre él está superpuesto un segundo tipo de sistema nervioso, el denominado central, tipo escalera de cuerda, integrado por el cerebro, collar peristomial, cadena ganglionar ventral y nervios segmentales; relacionado a su vez con un sistema de neuronas gigantes y sus correspondientes fibras.

Hemos comprobado que el "sistema nervioso central", típico de los Anélidos, en *Arenicola marina* (L.) no elimina el otro tipo más primitivo, "plexiforme o difuso", derivado de la adaptación de la simetría radiada a la bilateralidad, sino que ambos tipos de sistema nervioso coexisten, a pesar de que se ha logrado ya la evolución que supone la fusión de las dos cuerdas ventrales, a continuación del "collar peristomial", en una cadena ganglionar ventral. Además y como vestigio primitivo, todos los cuerpos de las

células nerviosas no están localizados en "ganglia" ni tampoco todos los nervios están compuestos solamente de "neuritas", o fibras nerviosas, sino de estas últimas más algunos cuerpos neuronales. Este tipo de sistema nervioso puede considerarse intermedio entre el "plexiforme" de los Celenterados y Ctenóforos, y el "ganglionar escaleriforme", característico de otros Anélidos. También lo encontramos en phyla tan distante y evolucionada como la correspondiente a los moluscos del orden Placophora.

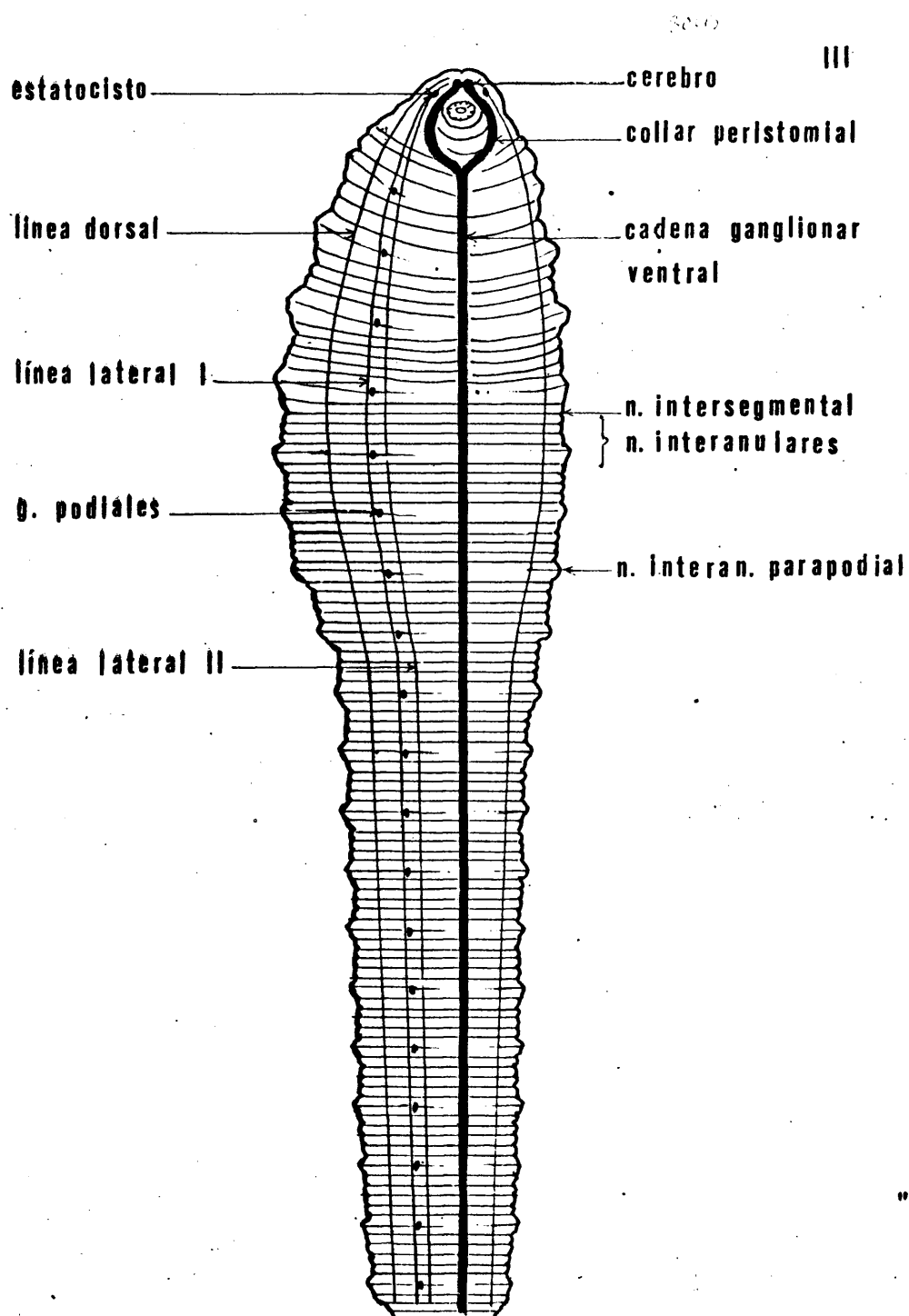
La cadena ventral, más prominente, presenta en grosamientos ganglionares y resulta de la aproximación de los dos cordones longitudinales, que formaban con sus conexiones transversas la típica escalera de cuerda. La fusión macroscópica de los conectivos y ganglios de la escalera, no supone la desaparición real de una bilateralidad, que se sigue observando al microscopio con fibras comisurales entre las masas ganglionares de derecha e izquierda. Se puede observar que de la cadena ventral salen ramas nerviosas, que envuelven el cuerpo del gusano en sentido transversal, perpendicularmente a los cordones longitudinales. Las ramas nerviosas más destacadas son las que coinciden con las constricciones interanulares, de ellas proceden ramificaciones secundarias hacia los anillos anterior y posterior, que rodean la base de los lóbulos o prominencias, que presenta la superficie de la pared del cuerpo de *Arenicola marina* (L.). Con la cadena ganglionar ventral también están directamente relacionadas las ramas nerviosas ventrolaterales, que unidas a los músculos ventrolaterales, se extienden desde la cadena ventral, hacia ambos lados, hasta la línea parapodial nerviosa, que se encuentra situada uniéndolo las bases de los notopodios correspondientes, pasando a través de los "ganglios podiales".

Los plexos están jerarquizados, hay un nivel de plexo total en barril y, en cada uno de los espacios de la

macrorretícula cuadrículada, se desarrolla un plexo secundario con la misma disposición y a nivel microscópico inferior. Teniendo en cuenta estas características, se podría hablar de:

- I.- Sistema nervioso central
- II.- Sistema nervioso intermedio
- III.- Sistema nervioso periférico
- IV.- Sistema nervioso estomodeal

Este último consiste en un sistema autónomo, sensorial y motriz; está integrado por una serie de cordones longitudinales de neurópilo, formados por fibras y las conexiones sinápticas de gran cantidad de células nerviosas, principalmente sensoriales, que yacen bajo el epitelio de la parte eversible de la proboscis y del esófago. Un anillo ganglionar, conectado por medio de un grueso cordón nervioso transversal, delimita en la parte anterior del esófago, dos porciones anatómica y fisiológicamente diferentes. El plexo estomodeal está relacionado con la ganglia cerebral, con el collar nervioso peristomial y con los primeros ganglios de la cadena ventral.



C-PLEXOS PARIETALES

INTRODUCCION

Los anillos y segmentos de "Arenicola marina" (L.) conservan un alto grado de autonomía. Sus paredes musculares, formadas por fibras lisas anastomosadas entre sí, están adaptadas para mantener diversos grados de tono, que permiten regular las dimensiones de la cavidad corporal.

Las ondas de contracción en "Arenicola marina" (L.) se desplazan fundamentalmente hacia la parte anterior, constituyendo el motivo principal de su arrastre peristáltico y movimientos respiratorios, produciendo desplazamientos controlados de los fluidos de las cavidades del cuerpo, que accionan sobre el esqueleto hidrostático.

Todo este mecanismo relacionado con el avance peristáltico y otros movimientos, en los que están implicados los marcapasos espontáneos, necesitan de un sistema nervioso de conducción bastante complejo; que nosotros consideramos integrado por el "sistema nervioso central", "plexos parietales" e incluso por el "sistema nervioso esotomodeal"; aunque no descartamos en absoluto la participación del "sistema nervioso intermedio".

DATOS TOMADOS DE LA BIBLIOGRAFIA

HILTON, W.A. (1926-c) cita para algunos gusanos segmentados la posible existencia de una red nerviosa periférica, constituida por células nerviosas y fibras, que parece algo independiente del sistema nervioso central; como el simpático en el intestino. De lo que -

resultaría que el simpático de las formas superiores representa quizá la persistencia de un sistema periférico independiente mucho más extenso.

ARIENS KAPPERS C.U. (1929) compara el "plexo basiepitelial" de los gusanos aplanados con la red superficial de los Celenterados, de la cual no obstante opina que difiere por la presencia de neuronas bipolares. Según el mismo autor, en los Anélidos el "plexo basiepitelial" es reducido, pero el "plexo intramuscular" es aun considerable y contiene haces de fibras, entre las que se presentan células.

KOPOWITZ y CHIEN (1974) encontraron en los "plexos periféricos" de los Policlados, junto a rasgos de su primitiva organización, sinapsis complejas y axones recubiertos, que interpretan como rasgos avanzados; en cuanto al "plexo subepitelial" sostienen que no puede ser considerado semejante a la red nerviosa difusa de los Celenterados.

GARDNER C.R. (1975) estudió el control neuronal de la locomoción en la lombriz de tierra, discutiendo ciertas hipótesis sobre el origen del ritmo peristáltico, llegando a la conclusión de que puede ser debido a un mecanismo generador en la cuerda ventral, o a un mecanismo periférico que puede implicar conexiones sensoriales a motoras, vía "plexo nervioso subepidérmico". El papel de la cuerda ventral en la generación del ritmo peristáltico en la lombriz de tierra, ya había sido puesto en duda por GARDNER y CASHIN (1975), a causa de que tiras aisladas de pared corporal, en ausencia de la cuerda nerviosa, se contraen rítmicamente cuando son expuestas a la 5-HT (5-hidroxitriptamina). Esta observación es significativa a la luz de la presencia de 5-HT encontrada por otros autores en neuronas de la cuerda nerviosa, algunas de las cuales enviando axones a la periferia.

REUTER, M. y LINDROSS, P. (1979) en su trabajo: IX. THE PERIPHERAL NERVOUS SYSTEM AND THE SYNAPSES OF GYRATRIX HERMAPHRODITUS, encontraron un plexo subepitelial, constituido por nervios, justo bajo la superficie del cuerpo del gusano, entre los músculos y la membrana basal, o en medio de los músculos; además de un "plexo submuscular", constituido por fibras divergentes desde las principales cuerdas nerviosas, formando una red bajo los músculos longitudinales. En este caso no fueron observados cuerpos celulares en conexión con las fibras nerviosas periféricas.

RESULTADOS PROPIOS

PLEXO INTERMUSCULAR (Láminas 14 - 20).

En la pared del cuerpo de "Arenicola marina" (L.), entre las capas de musculatura circular y longitudinal se encuentran, además de tejido conectivo y vasos sanguíneos, grandes neuronas rodeadas de algunas células gliales. Tales neuronas aparecen especialmente localizadas en los espacios intermusculares que coinciden con las porciones más abultadas de los anillos corporales; solas o agrupadas en ganglios, se presentan en ocasiones en dos filas transversales alternando entre sí (en los anillos quetíferos). Con frecuencia pueden presentar un aspecto fusiforme, entonces parecen bipolares y sensitivas, con una rama aferente que se dirige a la epidermis, atravesando la musculatura circular, y otra rama que se dirige hacia el interior, a cavidad general, entre los haces de musculatura longitudinal. (Lam. 14)

Normalmente las neuronas del plexo intermuscular se comunican con los sensilios subepidérmicos, por medio de una prolongación que a veces aparece bifurcada; aunque no faltan prolongaciones hacia el exterior más o menos ramificadas, incluso con aspecto dendrítico (lámina 16). Las ramas argentófilas que se dirigen hacia la cavidad general, a través de la musculatura longitudinal, conectan con otras neuronas o ganglios, epitelio peritoneal, vasos sanguíneos, ciegos intestinales o nefridios.

Formando parte del mismo plexo intermuscular, encontramos también numerosas neuronas claramente tripolares; aunque posiblemente puedan tener más de tres prolongaciones, o bien ser monopolares.

Tales neuronas, además de estar relacionadas con el plexo subepitelial y enviar ramas hacia el interior del cuerpo, perpendicularmente a las capas musculares; producen ramas horizontales, que pueden conectar - con otras neuronas del mismo plexo, dentro del mismo anillo o de los anillos contiguos; es decir, que están comunicadas entre sí y con los principales cordones nerviosos parietales, longitudinales y transversales. Posiblemente algunas neuronas intermusculares establecen contacto sináptico con ramas aferentes de neuronas gigantes situadas en la cadena ganglionar ventral.

Es posible hablar de dos o más plexos intermusculares, que hemos visto también en las zonas cuya pared dorsal se presenta muy - engrosada, como consecuencia de algunas complicaciones en la disposición y número de sus capas musculares; así, por ejemplo, la capa de - musculatura circular puede espesarse, llegando a alcanzar el peritoneo parietal, en medio de dos paquetes laterales de musculatura longitudinal, sobre los cuales y bajo la capa externa de musculatura circular se encuentran localizadas las células nerviosas intermusculares, cuyas prolongaciones interiores convergen en el correspondiente "ganglio podial" (Lámina 15).

También puede existir una segunda capa de musculatura circular, dispuesta interiormente bajo la musculatura longitudinal, entre las líneas laterales notopodiales; en este caso se presentan dos plexos intermusculares, separando la capa de musculatura longitudinal de las dos capas envolventes de musculatura circular. Pueden encontrarse en medio de la musculatura longitudinal neuronas esparcidas, o bien un plexo supletorio intercalado, que se extiende entre los - "ganglios podiales" laterales.

PLEXO SUB-EPITELIAL

Además de los sensilios periféricos y ramificaciones nerviosas, procedentes del plexo intermuscular y de los nervios interanulares; en la base de la epidermis hemos visto células nerviosas o ganglios, especialmente en la región ventral, relacionados con la cadena ganglionar ventral y principalmente con las neuronas multipolares, - que hemos denominado ventrolaterales. El plexo subepitelial presenta células nerviosas aisladas en la base de la epidermis y microganglios especialmente localizados en el fondo de los repliegues tegumentarios, que son frecuentes en esta región; de tal manera que pueden ser encontrados, ventralmente, en el interior de la musculatura circular a donde lleguen tales repliegues. Esta situación es primitiva; más adelante todas estas células se integrarán probablemente en los ganglios de la cadena. (Láminas 21 - 23).

Las células nerviosas que constituyen el plexo subepitelial, son células neurosensoriales, receptoras; su concentración bajo el principal y doble cordón nervioso, situado ventralmente, responde a los peculiares condicionamientos fisiológicos que afectan a esta zona periférica, la cual en "Arenicola marina" (L.), como en todos los gusanos, está recibiendo más estímulos del exterior; la región ventral del cuerpo, sobre la que se arrastra el animal.

Un plexo basiepitelial muy desarrollado, que presenta características diferentes del que estamos tratando; lo hemos encontrado en la zona periférica de la proboscis, extendiéndose incluso sobre la primera porción del esófago. Está formado este plexo por gran cantidad de células neurosensoriales, la mayoría de las veces bipolares, - que recubren los cordones nerviosos y ganglios situados entre la epi-

dermis y la musculatura interior. Hemos comprobado que las células - integrantes de este segundo plexo son neurosecretoras. (Lámina 25).

PLEXO SUB-MUSCULAR

Está constituido principalmente por las prolongaciones nerviosas de las neuronas que forman el plexo intermuscular, dirigidas entre los haces longitudinales, hacia el interior o cavidad corporal. Las ramas nerviosas interiores alcanzan las células endoteliales modificadas, que constituyen el peritoneo parietal. También las hemos visto llegar a los vasos sanguíneos, ciegos intestinales y nefridios; estableciendo contacto, como es lógico, con las fibras musculares - por donde pasan. Evidentemente en "Arenicola marina" (L.) existe un plexo submuscular, formado por fibras nerviosas, bajo la musculatura longitudinal.

Normalmente en la línea media dorsal de la pared del cuerpo, se puede encontrar una concentración de células osmiófilas, relacionándose con las neuronas intermusculares por medio de ramificaciones divergentes; ofreciendo el conjunto el aspecto de un candelabro, en secciones frontales.

Unido a la parte dorsal de los mesenterios, en ocasiones - debajo de la concentración celular que acabamos de mencionar, puede observarse un cilindro formado por un haz de fibras nerviosas; se - trata del cordón nervioso dorsal, que llega hasta el cerebro; lo que sugiere la posibilidad de relacionarle con el "sistema nervioso central", incluyéndole en el "sistema nervioso intermedio", al que hemos aludido al hablar de la "Estructura general del sistema nervioso". Es de destacar la topografía muy profunda de este cordón dorsal,

en contraste con el ventral que yace junto al tegumento, por adelgazamiento de la musculatura circular subyacente. (Láminas 24 y 81).

GANGLIOS PODIALES

Estos ganglios guardan estrecha relación con el plexo intermuscular que hemos descrito; en algunas ocasiones hemos podido comprobar que tales concentraciones ganglionares laterales representan la continuación de un plexo intermuscular, que incluso se extiende transversalmente conectando los ganglios próximos, en zonas de pared dorsal engrosada. No obstante la mayoría de las veces, los ganglios podiales parecen representar concentraciones de células nerviosas laterales, correspondientes al plexo submuscular; o más bien constituyendo un puente de unión entre los dos plexos, submuscular e intermuscular, el último de los cuales recibe a su vez las aferencias de los sensilios subepiteliales, situados dorsalmente. (Lámina 15).

Los ganglios podiales se relacionan con el notopodio y neuropodio correspondientes y con los cordones nerviosos laterales I y II, que llegan hasta cada uno de los estatocistos; para desde allí comunicarse con el cerebro, como ya hemos dicho. Entre las líneas laterales I y II también aparece especialmente desarrollada la musculatura longitudinal, con tendencia a ofrecer un aspecto cilíndrico, entre los músculos ventrolaterales, que se dirigen a la línea lateral I, y unas prolongaciones de los mismos, que se dirigen a la línea lateral II; estos haces cilíndricos bilaterales de musculatura longitudinal se encuentran rodeados por sendos vasos sanguíneos que comunican con algunos vasos transversales a la altura de las regiones parapodiales que estamos estudiando.

En el esquema número I hemos representado nuestra interpretación original de los parapodios y sus respectivas quetas; tal como las hemos visto exteriormente en algunas ocasiones. En los notopodios, puede observarse también el aspecto que presentan interiormente, con dos haces de quetas y manchas pigmentadas.

Los parapodios, además de intervenir en la motilidad, son importantes órganos sensoriales; principalmente los neuropodios, que son órganos destinados a recibir vibraciones, como hemos podido comprobar. No tiene nada de extraño que, por estas características, su inervación sea bastante compleja, para conseguir atender a sus peculiaridades motrices y sensitivas, como son: el movimiento de los notopodios y neuropodios, que intervendrán en la motilidad del animal y su sujeción a las paredes de la galería; movimiento de las branquias, asociado a la marcha de las ondas peristálticas; apertura rítmica de los nefridioporos; respuestas reflejas a estímulos recibidos desde el plexo subepitelial próximo; además de la recepción de los estímulos realizada directamente por los órganos sensoriales parapodiales, que suponemos serán los que lleguen en primer lugar a los es tatocistos, por medio de las líneas laterales I y II, para conectar con el cerebro. Evidentemente los ganglios podiales realizarán en todos estos procesos una actividad bastante limitada, aunque no hemos podido realizar experimentos de índole fisiológica que nos permitan establecer con exactitud cual puede ser su auténtica participación.

Los ganglios podiales deben estar relacionados así mismo con los haces nerviosos transversales que hemos denominado "inter-anulares parapodiales".

SISTEMA VENTROLATERAL

La musculatura ventrolateral en "*Arenicola marina*" (L.) se encuentra desarrollada desde el cuarto diafragma hasta la base de la cola, cubriendo parcialmente los seis pares de nefridios anteriores. Sus haces musculares se extienden interiormente desde ambos bordes de la cadena ventral hasta las líneas longitudinales notopodiales correspondientes, separando los haces de musculatura longitudinal.

En muestras abiertas dorsalmente y teñidas con la coloración vital de azul de metileno, hemos observado que entre los haces musculares ventrolaterales, destacan más oscurecidos los que se dirigen bilateralmente a los sacos notopodiales, también más oscurecidos, formando la región apical de los notopodios dentro de la cavidad celómica. La tracción del saco notopodial por medio de estos haces, provistos de fibras nerviosas (con su correspondiente rama a la línea de los nefridioporos), se propaga a los haces musculares ventrolaterales inmediatos, a lo largo de la línea lateral notopodial, a donde llegan los otros haces musculares que conectan esta última línea longitudinal con los bordes inferiores de la cadena ventral.

Por lo que acabamos de exponer, interpretamos que a los sacos notopodiales pueden llegar, por vía ventrolateral, aferencias procedentes de la región ventral de la zona parapodial de la cadena, correspondiente a cada anillo quetífero. No obstante, también es posible que la tracción inicial del saco notopodial, sea una consecuencia de la actividad motriz de las neuronas concentradas en los mismos ganglios podiales, a los que se les atribuye el movimiento de los parapodios y de las branquias. Lo que nos parece evidente es que los ganglios podiales deben de estar conexiados con la cadena ventral por medio del "sistema ventrolateral".

NERVIOS INTERANULARES

Lo mismo que la cadena ventral, con la que están íntimamente relacionados, los haces nerviosos transversales interanulares ocupan siempre una posición próxima a la epidermis, dando ramificaciones que van a parar al plexo basiepitelial, bordeando el fondo de los lóbulos tegumentarios; en tanto que otras prolongaciones se incrustan en la musculatura longitudinal subyacente. (Láminas 26 y 27)

Están envueltos en una cápsula, con apariencia de tejido conectivo, que escinde al mismo tiempo la capa de musculatura circular en las hendiduras interanulares; interrumpiéndola y dando lugar a la formación de los anillos. Con frecuencia se perciben dos haces nerviosos transversales en cada surco interanular, que incluso suelen distinguirse cuando están envueltos juntos por su respectiva cápsula, o epineurio. Tanto en las muestras teñidas "in vitro", como con otros métodos de tinción, hemos visto nervios interanulares completamente escindidos en dos distintos.

Están constituidos por haces de fibras nerviosas de diferente tamaño, que pueden ser aferentes o eferentes; acompañadas de células gliales. A veces se encuentran en estos nervios transversales células nerviosas, principalmente en la zona de confluencia con la cadena ventral; lo que nos hace sospechar que los nervios interanulares sean en realidad "cordones nerviosos transversales interanulares".

Mientras unos se comunican con la región dorsal de la cadena, otros lo hacen con la zona ventral; de ahí que sea posible que estos nervios puedan tener distintas funciones: motrices o sensoriales, e incluso ser mixtos.

Los nervios interanulares contiguos a los anillos parapodiales, aparecen inclinados, aproximándose hacia estos anillos; los res-

tantes están colocados más o menos verticalmente, bajo las hendiduras interanulares.

Además de los nervios o cordones interanulares, proceden lateralmente, de los ganglios de la cadena ventral de "Arenicola marina" (L.); otras expansiones nerviosas transversales; especialmente en los ganglios intersegmentales y en los relacionados con los anillos quetíferos.

La cápsula que envuelve la región inferior de la cadena produce tabiques hasta el plexo subepitelial, subyacente a las hendiduras interanulares; separando en haces a la musculatura circular situada debajo de la cadena ventral.

DISCUSION

Nuestros estudios con el microscopio lumínico no nos permiten aclarar la cuestión de que las fibras argentófilas, dispuestas perpendicularmente entre sí, que se encuentran en la pared del cuerpo de "Arenicola marina" (L.), constituyendo el "plexo de tipo barril", sean homólogas o análogas a las que constituyen la red nerviosa difusa de los Celenterados; no hemos visto sus sinapsis, ni siquiera sus axones en su ultraestructura.

Tampoco hemos realizado experimentos de índole fisiológica para comprobar cual sea la intervención que corresponde a cada una de las partes que integran su organización nerviosa, en los diversos movimientos y marcapasos espontáneos que ejecuta el gusano que ha sido el objeto de nuestro estudio, histológico fundamentalmente. En el control de tales actividades tienen que estar implicados: el cerebro y la cadena ganglionar ventral, con los nervios intersgmentales, interanulares y ventrolaterales; el sistema formado por los principales cordones longitudinales y las concentraciones ganglionares laterales; los plexos periféricos: subepitelial, intermuscular y submuscular; además de los órganos nerviosos localizados en el aparato estomodeal (y las vísceras).

En nuestra opinión, directamente implicado en la producción y control de las ondas de movimiento peristáltico se halla el plexo que hemos denominado "intermuscular", constituido por células nerviosas y ganglios, localizados entre las dos capas de fibras musculares que constituyen la pared del cuerpo: la capa externa de musculatura circular y la interna, formada por columnas longitudinales que se anan

tomosen entre sí. En algunos aspectos juzgamos que puede ser comparado al "plexo mientérico o de Auerbach", que se encuentra localizado entre las capas musculares del intestino de los animales Vertebrados.

La semejanza de la red nerviosa intermuscular de "*Arenicola marina*" (L.) con el plexo mientérico de los Vertebrados, radica no sólo en su posición topográfica; sino también en la variedad de neuronas que lo integran: monopolares, bipolares o con más de dos prolongaciones. Aunque nuestro estudio histológico de tales neuronas no ha sido exhaustivo, es obvio que están poco diferenciadas; sus axones y dendritas no están bien definidas. En las neuronas Dogiel tipo 2, correspondientes al plexo autónomo intestinal de los Vertebrados superiores, tampoco es posible una diferenciación de las prolongaciones celulares. Suponemos que tiene razón Szentagothai, J. (1967), cuando al hablar de los problemas técnicos en el estudio de las redes neuronales, predice que tales redes, aparentemente difusas, nos descubrirán alguna pista básica para el conocimiento de la organización neuronal como un todo.

Las semejanzas topográfica y citológica de estos plexos pueden ser las condiciones análogas que expliquen la convergencia fisiológica con respecto a los movimientos de tipo peristáltico, comunes al tracto intestinal de los Vertebrados y a los de la pared del cuerpo de estos Poliquetos.

En la comparación que hemos expuesto, encontramos también dos diferencias. La primera consiste en que las capas musculares en el caso del intestino de los Vertebrados superiores, se encuentran dispuestas en orden inverso; es decir las fibras circulares forman la capa interior, mientras que la exterior está constituida por fibras longitudinales. La segunda diferencia importante consiste en que en el intestino faltan los sensilios periféricos, tan relacionados con el ple-

xo intermuscular de los gusanos que hemos estudiado. Ambas diferencias sin embargo, podrían tener una explicación; suponiendo que el "plexo submucoso de Meissner", correspondiente al sistema intramural, propio del intestino de los Vertebrados, fuera el representante del "plexo subepitelial" de los Anélidos.

Por todo lo expuesto, admitimos la opinión sugerida por HILTON (1926-c), de que el simpático de las formas superiores representa quizás la persistencia de un sistema periférico independiente.

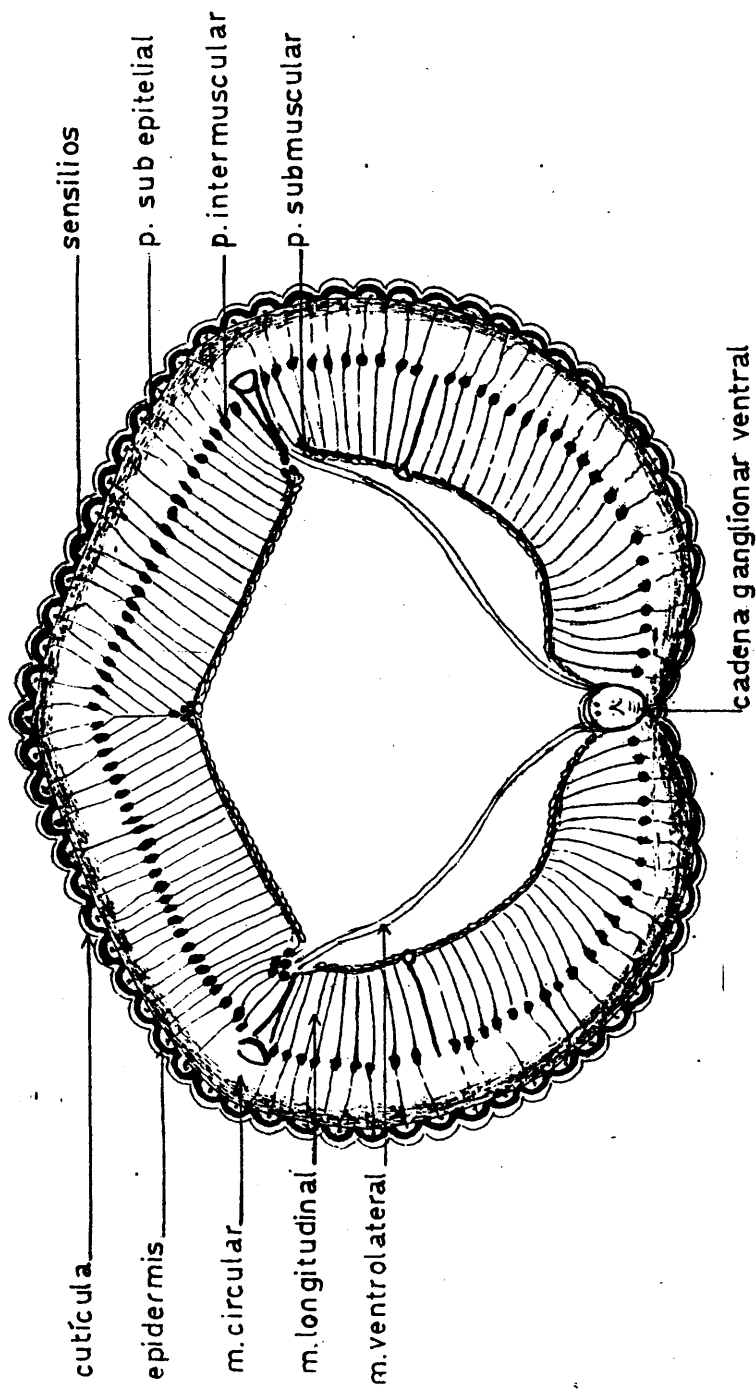
Parece obvio que el "plexo intermuscular", además de intervenir en los movimientos peristálticos de tipo ondulatorio, desarrolle una actividad refleja. Las neuronas que constituyen los "ganglios podiales", es posible que actúen así mismo como células motrices, o efectoras y eferentes de los reflejos que pueden producirse, bien por los estímulos exteriores, recibidos en las neuronas del "plexo intermuscular", localizada lateralmente y en conexión con las neuronas de estos ganglios, o bien recibiendo impulsos por vía ventrolateral; el impulso recibido es transmitido a lo largo del "cordón lateral I", a los músculos ventrolaterales próximos; actuando como los dedos sobre las cuerdas de un arpa, y provocando su contracción hacia adelante.

En la bibliografía que hemos consultado no hemos tenido noticia de estos plexos periféricos en "Arenicola marina".(L.). En otros gusanos se han encontrado plexos periféricos, aunque las descripciones que hemos leído no coinciden totalmente con lo que hemos podido ver en el ejemplo que nosotros hemos estudiado.

Sobre el "sistema ventrolateral" nuestra bibliografía es muy escasa. El Prof. WELLS (1950) hace sólo una breve descripción de los músculos oblicuos, observando que son particularmente filiformes los que se dirigen a los extremos interiores de los notopodios.

PLEXOS PERIFÉRICOS

IV



CONCLUSIONES

Los resultados que hemos conseguido nos llevan a las conclusiones siguientes:

1 - En la pared del cuerpo de "Arenicola marina" (L.), entre los músculos circulares externos y los longitudinales internos, hay un plexo muy destacado, constituido por ganglios y cordones nerviosos longitudinales y transversales; está provisto de grandes neuronas, fundamentalmente bipolares, que se relacionan con los sensilios subepiteliales, por medio de sus prolongaciones receptoras; además de producir otras ramas que se dirigen a la cavidad del cuerpo; también están relacionadas con las neuronas del mismo plexo, dentro del propio anillo y con las de los anillos adyacentes. Hemos denominado plexo intermuscular a este conjunto de elementos nerviosos. Hemos comparado el "plexo intermuscular" de "Arenicola marina" (L.) - con el "plexo mientérico" de los animales Vertebrados.

2 - En la base de la epidermis hemos visto otro tipo de células nerviosas o ganglios, especialmente abundantes en las regiones postparapodiales ventrales; consideramos tales neuronas basiepiteliales o microganglios, formando parte de un plexo subepitelial. Así mismo hemos encontrado a este nivel, sensilios subepidérmicos; especialmente localizados en la porción más abultada de los anillos corporales. En la zona periférica de la proboscis, hemos encontrado un "plexo subepitelial" de características diferentes; integrado por cé-

lulas probablemente neurosecretoras.

3 - Bajo la musculatura longitudinal hemos evidenciado un plexo nervioso submuscular, constituido principalmente por las prolongaciones nerviosas que, procedentes del "plexo intermuscular", se dirigen hacia la cavidad celómica a través de la capa de fibras musculares longitudinales.

4 - Relacionada con el cordón nervioso, situado en la línea media dorsal del cuerpo de "Arenicola marina" (L.), en correspondencia topográfica con la médula espinal de los Vertebrados; hemos encontrado con frecuencia una concentración de células osmíófilas, submusculares, recibiendo las aferencias convergentes del próximo "plexo intermuscular".

5 - Lateralmente se encuentran las concentraciones ganglionares que corresponden a los ganglios podiales, conectadas por medio de ramas divergentes con las neuronas del próximo "plexo intermuscular". Consideramos que estas concentraciones ganglionares, relacionadas con los parapodios, están vinculadas a la cadena ventral por "vía ventrolateral"; además de estar conexas con los nervios transversales, que hemos denominado "interanulares parapodiales".

6 - Además de su función ambulatoria, los parapodios son órganos sensoriales especializados, cuyas vías de conducción están representadas por las líneas longitudinales laterales I y II, que pasan por los estatocistos hasta el cerebro.

7 - Los haces nerviosos transversales son dobles en muchas ocasiones, produciendo ramificaciones que conectan con el "plexo sub-epitelial"; mientras que otras prolongaciones se incrustan en la musculatura longitudinal subyacente.

8 - Por último, hemos deducido que la pared del cuerpo de este Poliqueto, incluyendo el "sistema ventrolateral", es de naturaleza mioneurógena, capaz de controlar los movimientos peristálticos, y que puede actuar de modo reflejo; interviniendo en los fenómenos de automatismo rítmico, que acompañan a la mayor parte de los movimientos ejecutados por "Arenicola marina" (L.).

D-CADENA GANGLIONAR VENTRAL

INTRODUCCIÓN

En toda la bibliografía que hemos consultado con respecto a la cadena ventral de *Arenicola marina* (L.), se afirma que no posee ensanchamientos ganglionares y que produce un par de nervios interanulares hundidos en cada surco interanular.

ASHWORTH en 1912 resumió así sus investigaciones: El cordón nervioso ventral no presenta en disecciones ningún signo claro de segmentación, sus células nerviosas no están concentradas en ganglios definidos, sino que están distribuidas a lo largo de las partes lateral y ventral de toda la longitud del cordón. A intervalos segmentales, entre las células nerviosas corrientes, hay "células gigantes" mucho más grandes, que están conectadas con "fibras gigantes" notables. Estas células gigantes alcanzan un diámetro de 50 a 80 micras; en el pericarion de estas células de las fibras gigantes, GAMBLE y ASHWORTH (1900), ASHWORTH (1904), encontraron una red neurofibrilar. Los axones gigantes, sincitiales, poseen una mielinización nula o débilmente desarrollada, y alcanzan un diámetro de 22 a 43 micras; contienen una sustancia homogénea (GAMBLE y ASHWORTH, 1898) y estrías longitudinales (GAMBLE y ASHWORTH, 1900; ASHWORTH, 1904). El cordón nervioso ventral da un par de nervios a cada surco interanular y uno o más pares a cada anillo quetífero y su parapodia (1912).

J.A. COLIN NICOL, 1948, considera intesegmentales a los axones gigantes de *Arenicola*, afirmando que, donde ellos se presentan, hay una fibra anteriormente, dos o tres en la región central del cuerpo, y una posteriormente, presentando unos esquemas basados en ASHWORTH (1904) y GAMBLE y ASHWORTH (1900). Continúa diciendo este autor que todas las fibras se anastomosan una con otra en cada segmento; constituyen por consiguiente una unidad compuesta. Una o dos grandes células nerviosas se unen en cada metámero a las fibras gigantes, o directamente, o por medio de ramas comisurales entre las fibras principales. Tres pares de ramas pasan desde las fibras gigantes a los nervios periféricos en cada segmento. La velocidad de conducción de las fibras gigantes en el *Arenicola* es de 2 m/seg.

WELLS, 1950, dice textualmente: "The ventral nerve cord is rounded in section and without segmental enlargements"... Continúa diciendo que el mismo cordón consiste en una parte fibrosa profunda y una parte superficial ganglionada. La posición de la cuerda nerviosa en *Arenicola marina* está separada de la capa circular por una envoltura protectora de tejido conectivo, y es más gruesa en los segmentos delanteros que en los situados atrás. Produce un par de nervios interanulares dentro de cada surco interanular; estos nervios corren alrededor del cuerpo, para unirse en la parte dorsal y formar así una argolla que encierra el cuerpo.

BULLOCK (1948-1956) ha presentado algunos detalles más sobre la organización funcional de los axones gigantes de algunos poliquetos: no polaridad; áreas de estimulación mecánica efectiva, y cualidad de "alarma" de los estímulos, a los que responden centralmente con una retirada rápida y simétrica. Las neuronas gigantes probablemente no son sensoriales sino motrices, en los *Arenicolides*. La mayoría de las células gigantes de los poliquetos son puramente interneuronas centrales, pero unas pocas tienen ramas eferentes periféricas; afirmación dudosa en el caso de *Arenicola*. Estas ramas motoras no son probablemente vías finales comunes, porque los mismos músculos que ellas inervan son probablemente los efectores para la locomoción ordinaria y otras respuestas, las cuales pueden ser producidas por sistemas no gigantes. Estas respuestas al parecer tienen vías periféricas separadas; es decir, es posible que los músculos puedan ser inervados doblemente o múltiplemente. Nunca hay más de dos fibras muy grandes. Las neurofibrillas no han sido encontradas en ninguna fibra gigante de los poliquetos. El axoplasma es liso o presenta finas estrías; las fibras están rodeadas por una vaina de varias capas; trabéculas neuroglias frecuentemente penetran y algunas veces parecen cruzar una fibra gigante. Ramas colaterales, o prolongaciones de los axones gigantes, para atraer impulsos hacia dentro o conducirlos hacia fuera, a otras neuronas, son notables por su escasez. Tal vez haya ramificaciones terminales ordinariamente a lo largo del curso del proceso de alarma de los cuerpos de las células que contribuyen al axón.

El significado biológico de los sistemas gigantes que parece más posible, es la especial importancia para las especies, de una retirada rápida o respuesta de alarma, en la que una gran masa de musculatura debe ser casi sincrónica y simétricamente excitada sin integración, facilitación o control local, y con un mínimo número de "junctions". La respuesta gigante falla después de unas pocas repeticiones, pero sin uso impar de algunos músculos para los movimientos ordinarios, como la locomoción.

RESULTADOS PROPIOS

La cadena ventral se extiende todo a lo largo del cuerpo - del gusano "Arenicola marina" (L.). Aparece representada en la parte anterior en forma de dos cordones, situados bajo el cerebro, reunidos por comisuras transversas. Los cordones se separan para formar el collar peristomial, que rodea al aparato estomodeal; en esta zona los cordones aparecen con claros abultamientos, unidos por comisuras transversas, aquí de mayor longitud; destacando todo el sistema exteriormente en la pared corporal de la parte ventral de la cabeza; Esq. I y III. Al reunirse forman la cadena ventral, en la que los dos cordones están prácticamente fusionados, yaciendo en la línea media ventral del cuerpo del gusano, debajo de la epidermis y una fina capa de musculatura circular; por lo que se percibe exteriormente con claridad en muestras intactas.

La cadena ventral de "Arenicola marina" (L.) presenta rasgos primitivos en cuanto a su localización, próxima a la epidermis y en no tener concentradas las células nerviosas exclusivamente en ganglios bien definidos; las comisuras transversas y los conectivos longitudinales, que unen entre sí las acumulaciones de células nerviosas, tampoco se distinguen con claridad. Además es una cadena heterónoma y asimétrica. Los abultamientos ganglionares guardan relación con el grado de contracción en que se encuentren los ejemplares.

Para poder interpretarla satisfactoriamente, hemos hecho un estudio comparativo entre secciones horizontales, sagitales y frontales, a diversos niveles y utilizando diferentes métodos de tinción; según exponemos a continuación.

I.- SECCIONES HORIZONTALES

Con el método argéntico de BIELCHOWSKY, hemos impregnado - muestras de dos cm. de longitud, aproximadamente, del gusano "Arenicola marina" (L.), con la proboscis extruida.

En el primer segmento de la cadena, denominado "ganglia subesofágica", distinguimos dos comisuras transversas anteriores, formadas por haces de neurópilo, que dejan en medio una perforación en forma de ojal, detrás de la cual se intercala una banda celular; Lám. 30. A continuación una concentración ganglionar, con aspecto de lengua, en la que se distinguen dos acumulaciones interiores de células y otras - dos poblaciones laterales mucho más extensas, rodeando los dos cordones de neurópilo que inician la cadena ventral; Lám. 31. En los cortes más interiores (Lám. 32 y 33), se pueden notar la presencia de dos "fibras gigantes longitudinales"; una masa de fibras nerviosas, también - dispuestas a lo largo de la cadena, que representa el "neurópilo", viene a continuación. A ambos lados y en la parte inferior de la cadena, distinguimos las "células nerviosas", esparcidas homogéneamente, al menos en apariencia; se presentan distribuidas en cuatro filas paralelas más marcadas, dos interiores y otras dos marginales. Esta especie de - cinta no es uniforme, sino que presenta zonas más ensanchadas, otras más estrechas, e incluso puede quedar interrumpida totalmente en algunos lugares, que pueden coincidir tanto con la porción más engrosada - de unos anillos, como con la hendidura localizada en la unión de otros. En los límites de tales interrupciones suelen presentarse engrosamientos en la cadena con aspecto de "ganglios".

La explicación de estas anomalías se puede conseguir estudiando cortes seriados. La cadena ventral no está dispuesta horizontalmente, sino serpenteada en sentido vertical. Al hacer cortes horizon-

tales, quedará interrumpida en aquellos puntos donde se encuentre más elevada o más hundida que el resto de la cadena; como es lógico, los lugares en los que queda más elevada coinciden con hendiduras interanulares, y donde queda más baja con las concavidades anulares, que va dibujando la pared del cuerpo que sostiene la cadena. El microtomo cortará oblicuamente las zonas próximas a estas interrupciones, que aparecerán con aspecto de "ganglios".

En esta cadena ventral se observan también prolongaciones laterales, de las cuales las más destacadas coinciden con las hendiduras interanulares, produciendo los "nervios interanulares".

No obstante, esta interpretación no es totalmente exacta; — utilizando otros métodos de tinción, se puede poner en evidencia en la cadena ventral de "Arenicola marina" (L.) la presencia de claros abultamientos ganglionares.

El aspecto que presenta la cadena ganglionar ventral de muestras de "Arenicola marina" (L.) del mismo tamaño que las utilizadas en las preparaciones anteriores, pero teñidas supravitalmente con azul de metileno, es totalmente diferente. Láminas 34 y 35.

En las microfotografías correspondientes se observan auténticas parejas de ganglios, de forma aproximadamente arriñonada, dispuestos simétricamente, con los bordes más convexos situados hacia el exterior y unidos entre sí por la parte interior, más aplanada. Estas "parejas ganglionares" aparecen muy unidas a las situadas anterior y posteriormente; se presentan en grupos de cinco, pudiendo observarse como están cruzadas por los principales nervios transversales, que envuelven el cuerpo cilíndrico del gusano, localizados en las hendiduras interanulares; estos nervios, por consiguiente, llevan aproximadamente medio período de desfase. Como ya hemos indicado, entre estos "nervios trans

versales interanulares", solamente serán nervios intersegmentales los que coinciden con la línea de separación entre cada dos segmentos consecutivos; es decir, los situados detrás del anillo siguiente al quetigero.

En medio del anillo más amplio correspondiente a cada quetigero, se puede apreciar perfectamente que entre dos ganglios normales hay otro menos voluminoso; precisamente en este lugar es donde están concentrados los "ganglios", o parejas ganglionares de la sanguijuela. La evidencia de estos ganglios interanulares parapodiales y de los nervios interanulares parapodiales, que suelen distinguirse preferentemente en la región dorsal de la pared del cuerpo de "Arenicole marina (L.), láminas 7 y 8", sería un argumento más a favor de que el "anillo parapodial" puede ser considerado como un anillo doble, resultante de la fusión de otros dos anillos consecutivos.

En nuestro ejemplo de sistema nervioso, nos encontramos con el caso paradójico de que el número de ensanchamientos ganglionares es mayor que el número de segmentos; en lugar de concentrarse y ser menor, como ocurre con otros animales invertebrados.

ESTUDIO HISTOLOGICO DETALLADO DE LA CADENA GANGLIONAR VENTRAL

A.- GANGLIA SUBESOFAGICA.- La primera concentración ganglionar subesofágica está localizada sobre el primer segmento parapodial, constituido, como ya hemos dicho, por dos anillos (lámina 3); los dos cordones peristomiales se fusionan en el anillo anterior, el segundo anillo de este segmento es el correspondiente al primer par de notopodios vestigiales. Este primer segmento, según nuestra interpretación basada en la frecuente existencia de quetas vestigiales, puede corresponder al tronco.

La lámina 36 representa un aspecto de esta primera concentración ganglionar subesofágica, vista con el microscopio lumínico. - Envolviendo el frente de la parte anterior se puede apreciar la cápsula externa bien desarrollada, mientras que el perineurio interno dibuja la distribución interior, señalando las zonas de neurópilo, células nerviosas ganglionares y cordones laterales. Esta distribución puede seguirse con más detalle en las láminas 37 y 38.

En la porción anterior es donde ingresan los cordones peristomiales en la cadena ventral; gran cantidad de células nerviosas se encuentran envolviendo las raíces anteriores del neurópilo que forman los cordones, pero las mayores poblaciones celulares se sitúan lateralmente. Dentro del primer anillo hemos distinguido en la cadena ventral dos o tres prolongaciones a cada lado, formadas por haces nerviosos y células. Un par de neuronas gigantes pueden observarse en la zona posterior del mismo anillo; una, la derecha, detrás de la última prolongación de uno de los lados, y la otra neurona gigante, izquierda, colocada asimétricamente, dentro de la rama o cordón lateral opuesto. En la lámina 37 (a la izqda.) aparece una neurona, no tan gran

de como las gigantes, localizada simétricamente a la gigante derecha. Utilizando coloraciones vitales destacan además dos finas prolongaciones nerviosas, en comunicación con la zona media de la masa ganglionar anterior subesofágica, que se dirigen por la parte ventral - del peristomio hacia delante.

La disposición de las células nerviosas y neurópilo en el segundo anillo de este segmento, primero parapodial vestigial, es - aproximadamente simétrica con respecto a la que presentan en el anillo anterior; como puede apreciarse en la lámina 38 . En este segundo anillo las células nerviosas envuelven las dos concentraciones laterales y posteriores de neurópilo, dibujando en conjunto la concentración celular total una especie de rombo; con la mayor cantidad de neuronas concentradas lateralmente. Las prolongaciones bilaterales de la cadena en este segundo anillo, que aparece ligeramente replegado, son tres: el primer par produce al prolongarse los nervios transversales principales, el segundo par de lóbulos se presenta envolviendo - por encima al anterior; el tercer par se dirige también hacia la parte anterior, dibujando con los precedentes un ángulo de 180°, como si fuesen la prolongación de las mismas fibras laterales, recurrentes. En los cortes correspondientes a secciones más interiores, entre los dos últimos lóbulos bilaterales se puede ver que se forma un estrechamiento con dos concentraciones longitudinales de neurópilo, que presentan el aspecto de conectivos interganglionares; en medio de la zona más estrecha destacan dos fibras gigantes, que suponemos resultan coincidir con los axones correspondientes a las neuronas gigantes, localizadas al final del primer par de ganglios. Estas fibras gigantes se continúan en la porción siguiente de la cadena ventral (lám. 39 y 40).

En la primera porción de la cadena ventral que hemos descri

to, distinguimos claramente varias clases de células nerviosas, atendiendo a su tamaño (lámina 38, bis):

- a) Las más pequeñas, que son las más abundantes, con núcleo rico en cromatina; posiblemente de estirpe glial.
- b) También muy abundantes son otras células, algo mayores y más pálidas; con aspecto fusiforme.
- c) Células más densas, con un abultado núcleo.
- d) De diámetro mucho mayor que las anteriores, aunque mucho más escasas.
- e) Células gigantes, de las que solamente hemos encontrado dos, localizadas al final del primer anillo, en posición interanular; en este primer segmento de la cadena ventral.

Las células nerviosas aparecen en medio y rodeando ventralmente a los cordones longitudinales de neurópilo, que se concentran lateralmente; se comunican entre sí por medio de haces de comisuras transversas interiores y otras fibras longitudinales y arciformes. Las poblaciones de neuronas pueden salir fuera de la cadena, penetrando en el interior de los cordones exteriores transversales, fundamentalmente interanulares e intersegmentales.

B.- GANGLIOS CORRESPONDIENTES A LOS PRIMEROS ANILLOS QUETIGEROS.-

A continuación viene otra parte de la cadena ventral que hemos intentado interpretar; es la que corresponde a los segmentos corporales que presentan los anillos quetíferos más destacados.

En los cortes más próximos a la epidermis lo primero que sobresalen de la cadena, son las porciones más hundidas, localizadas en el interior de los anillos parapodiales anteriores: 4º, 3º y 2º; según el orden de aparición. En los vértices inferiores de los plie-

gues que se forman en los anillos quetíferos 2º y 3º, la cadena se presenta constituida por dos haces nerviosos, dispuestos en dirección oblicua, con un par de escotaduras hacia la parte exterior; es decir, dos haces de neurópilo en forma de arco, opuestos y con los extremos divergentes sobre un eje de simetría colocado oblicuamente. Esto explica la causa de que, al seguir cortando, la cadena aparece escindida, en tanto que las fibras gigantes no coinciden en número ni en posición entre cada dos frentes contiguos (Láminas 41 - 46).

En el primer anillo del segundo segmento parapodial (considerado generalmente como el primero quetífero) se encuentra localizado - un pliegue que ahonda la cadena hacia la parte ventral, más abultada; así pues, a ciertos niveles próximos a la cavidad celómica, se encuentra la cadena ventral escindida en dos fragmentos asimétricos, con los frentes contiguos paralelos, pero no coincidentes, como puede observarse en la lámina 47. Del fragmento anterior proceden bilateralmente dos haces nerviosos, que salen entrelazados, mientras que del segundo fragmento sólo hemos visto un haz nervioso a cada lado.

El anillo siguiente corresponde también al segundo segmento quetífero.

En el tercer anillo quetífero que es el segundo de su segmento, la cadena presenta un aspecto muy semejante al que hemos descrito en el segundo anillo quetífero. Véase la secuencia de cortes correspondientes al tercer pliegue parapodial; en la lámina 55 destacan en dos muestras diferentes tres fibras gigantes en la porción anterior, colocadas asimétricamente; también pueden observarse los haces nerviosos - laterales y las poblaciones de neuronas detrás de los frentes formados por neurópilo; la desviación de la cadena está bien patente.

Detrás del tercer anillo quetífero, precisamente sobre la correspon-
diente hendidura interanular, la cadena presenta un aspecto ganglionar;
con neuronas situadas lateralmente y haces transversos que las comuni-
can entre sí. En medio de este ganglio (Láminas 56,57) se puede distin-
guir una neurona gigante central, provista de su núcleo, con tres pro-
longaciones dirigidas hacia la parte ventral de la cadena, como si se
encontrase en el punto de confluencia de tres fibras gigantes (no obs-
tante hasta cuatro prolongaciones hemos podido observar en algunas neu-
ronas gigantes centrales), a continuación de este ganglio interanular
los haces de neurópilo se disponen longitudinalmente, representando -
los conectivos, con dos estrechamientos laterales; en el tercer anillo
correspondiente al tercer segmento quetífero.

El cuarto anillo quetífero es el que más sobresale, coinci-
diendo con la parte más engrosada del cuerpo de "Arenicola marina" (L);
sin embargo, la confrontación entre los fragmentos próximos de la cade-
na ventral, es bastante mayor que en los anillos quetíferos anteriores,
segundo y tercero. En la Lámina 58, pueden observarse las poblaciones
de neuronas colocadas simétricamente, envolviendo lateralmente al neu-
rópilo; las fibras gigantes presentan poca desviación en estas micro-
fotografías, pudiendo observarse una mediana muy grande y dos latera-
les más pequeñas, situadas dorsalmente, en el frente anterior de la -
lámina.59.

A continuación la cadena presenta algunas ramas nerviosas -
transversales laterales, como las que pueden observarse en la lámina
60 , más o menos anastomosadas; destacando seguidamente la red sub
neural de un ganglio que ha sido rebasado (Lámina 61).

A primera vista los picos más salientes que sobresalen ven-
tralmente, en el interior de estos primeros anillos parapodiales, pare-

can representar los conectivos; no obstante se pueden observar otros "conectivos", situados en el interior de las porciones de cadena comprendidas entre cada dos quetíferos, uniendo concentraciones de células nerviosas, o ganglios, con sus comisuras transversas respectivas. Vemos por consiguiente, que esta parte de la cadena ventral está constituida por "ganglios complejos", que se presentan atravesados por varias hendiduras interanulares.

En toda esta zona anterior, provista de septos, profundamente plegada y con una segmentación diferente a la que presenta el resto del cuerpo, es difícil hacer una interpretación correcta de la cadena ventral.

C.- CADENA GANGLIONAR VENTRAL, CORRESPONDIENTE A LAS PORCIONES MEDIA Y POSTERIOR DEL TRONCO.- En estas porciones, la cadena ventral de "Arenicola marina" (L.) presenta un aspecto más regular, con masas nerviosas de apariencia ganglionar más abultadas que el resto. Las parejas ganglionares, o "ganglios", pueden estar en algunos casos parcialmente fusionadas con las contiguas; aunque se distinguen más fácilmente que en la porción anterior de la cadena. (Lám. 62).

Una red vascular plexiforme rodea la cadena ventral y envía prolongaciones a su interior. En esta red destacan dos pares de vasos longitudinales supraneurales, un par "mediales" y otro par de vasos "laterales", más gruesos; todos ellos conectados con otros vasos transversales. Esta "red supraneural" se espesa considerablemente sobre los anillos parapodiales y entre los ganglios, por encima de los conectivos más destacados; llegando a formar en ocasiones "redes vasculares transversales" en planos verticales. Bajo la cadena encontramos una red subneural, dispuesta horizontalmente.

En los cortes superiores podemos ver trozos de epitelio celómico cubriendo a la cadena, algunas fibras musculares y el epineurio externo y perineurio interno, que presentan el aspecto de tejido conectivo; bajo la envoltura trilaminar vemos los haces de fibras nerviosas de disposición fundamentalmente longitudinal que, con sus correspondientes sinapsis, constituyen el neurópilo. Debajo de este techo formado por neurópilo, podemos observar las acumulaciones de células nerviosas, agrupadas preferentemente en las zonas laterales, dando lugar a auténticas parejas ganglionares. Lo mismo que en los "ganglios subesofágicos", podemos distinguir varias clases de células nerviosas; gran cantidad de fibras ipsi y contralaterales, las comunican entre sí; las fibras que comunican las células de los lados opuestos representan las comisuras transversas, formando haces en dirección oblicua frecuentemente. Otros haces de fibras nerviosas transversales salen de la cadena y, dirigidas hacia ambos lados, van a innervar la pared del cuerpo del gusano; constituyendo los nervios interanulares. Como es lógico, las ramas transversales más destacadas son las que salen de los ganglios intersegmentales, localizados normalmente detrás de los anillos siguientes a los quetígeros; estos ganglios suelen comunicar con varios nervios laterales.

En los extremos de los abultamientos ganglionares se distingue el septo fibroso medio y otros tabiques, pertenecientes al perineurio, empaquetando y envolviendo interiormente concentraciones de neurópilo, aproximadamente semiesféricas; fibras nerviosas arciformes rodean tales concentraciones terminales, en medio de las cuales penetran longitudinalmente otras fibras procedentes de ramilletes de células nerviosas, que están localizadas detrás del plano medio que separa las masas simétricas de neurópilo.

Las neuronas gigantes, cuando están presentes, aparecen casi

siempre muy abultadas; con citoplasma vacuolar muy dilatado. Su posición puede ser central, en medio de la cadena; excéntrica o completamente marginal. A lo largo de la cadena es frecuente ver "neuronas - gigantes" próximas colocadas del mismo lado, envueltas en una cápsula; las "neuronas gigantes" se encuentran localizadas frecuentemente en los "ganglios intersegmentales" y en los "parapodiales".

Hemos comprobado que la presencia de una, dos o tres fibras gigantes tiene relativamente poca importancia; en el mismo ganglio - pueden encontrarse los tres casos. Corrientemente se observan dos "fibras gigantes" paralelas, situadas longitudinalmente sobre la cadena; pero en los extremos de los ganglios cortados horizontalmente, pueden verse dos, una o tres "fibras gigantes", las cuales, aunque no tan - exageradamente como en la porción anterior de la cadena, puede ser - que no coincidan en número ni en posición entre cada dos ganglios - contiguos, ni que se presenten colocadas simétricamente dentro de un mismo ganglio. Cuando se distinguen tres "fibras gigantes" en medio - de las concentraciones terminales de neurópilo, las laterales suelen presentarse del mismo diámetro, mientras que la mediana es diferente; normalmente más grande que las laterales.

En las secciones próximas a la epidermis, llegando a la parte inferior de los ganglios, nos encontramos con la red vascular sub-neural, ocupando las mallas que en esta zona forma el epineurio, esponjoso y muy desarrollado en espesor (lámina 61), superpuesto generalmente a una capa más o menos delgada de fibras musculares circulares. En cortes más profundos, los extremos de los ganglios que resultaron rebasados, quedan limitados por los paquetes de haces de fibras nerviosas y sus ramificaciones, que son una continuación del techo de neurópilo ganglionar, y representan parte de los conectivos, que to-

avía pueden quedar más bajos; hundiéndose en los anillos contiguos. Por eso, en secciones horizontales, los extremos de los ganglios suelen presentarse cortados y los ganglios próximos aparentemente aislados entre sí; no obstante estas sendas concentraciones terminales, - más o menos simétricas de neurópilo, se continúan con las de los ganglios adyacentes, dibujando un par de estrechamientos cóncavos hacia los lados; las partes más estrechas constituyen los conectivos longitudinales interganglionares. En medio de las concavidades laterales suelen presentarse vasos sanguíneos, y también encima de los conectivos; con un grueso vaso colocado transversalmente en la parte superior de los anillos parapodiales.

II.- SECCIONES SAGITALES

La interpretación de la cadena ventral, vista en cortes sagitales, prácticamente no difiere de los resultados que habíamos obtenido estudiando cortes horizontales; no obstante pueden observarse algunas particularidades interesantes.

Bajo una red de vasos sanguíneos superpuestos, anastomosados entre sí, destaca un continuo y grueso cordón doble de neurópilo, que constituye la mayor parte de la cadena y está cubierto por una lámina peritoneal, otra lámina formada por fibras musculares longitudinales y el epineurio fibroso; esta última capa envuelve exteriormente y penetra en el tejido nervioso formando el perineurio, entre cuyos tabiques destaca el septo fibroso medio. Bajo el neurópilo, una zona de soporte glial, más o menos gruesa, formada por células gliales, neuronas y capilares sanguíneos, que penetra lateralmente en el neurópilo formando ondulaciones a modo de festón. En la zona inferior de la cadena, la más próxima a la epidermis de la región ventral del cuerpo, el material fibroso del perineurio está especialmente desarrollado, presentando el aspecto de tejido conectivo esponjoso, con perforaciones en las que se encuentran localizados principalmente vasos sanguíneos, y enviando prolongaciones a través de la musculatura circular subyacente, a la que escinde en paquetes, hasta el plexo subepidérmico; también se encuentran localizadas en esta zona algunas neuronas gigantes, envueltas en sus cápsulas respectivas.

El cordón doble de neurópilo se extiende a lo largo de toda la cadena, serpenteando de un modo irregular; en su región dorsal se distinguen las fibras gigantes, paralelas a la superficie; por lo

tanto aparecerán profundamente plegadas y con trayectos verticales; - no obstante también pueden verse cortadas perpendicularmente, lo que demuestra que poseen ramas transversas.

Las hendiduras interanulares levantan la cadena, constituyendo los abultamientos hacia el interior del cuerpo que coinciden con los "ganglios"; porque en estas porciones más elevadas es donde precisamente pueden ser vistas las concentraciones de células nerviosas, - principalmente laterales y ventro-mediales. Algunos "ganglios" aparecen más o menos fusionados con los contiguos y entonces no resulta fácil distinguir los conectivos longitudinales interganglionares, situados cuando existen, en las partes más hundidas. La subdivisión ganglionar, por lo tanto, no está nada clara; dando la impresión de que no obedece a un patrón demasiado definido y de que habría que estudiar los diversos segmentos de la cuerda ventral por separado. Aquí no vale la comparación con el "Nereis".

Como los "ganglios" de la cadena ventral de "Arenicola marina" (L.) son al mismo tiempo las porciones más ensanchadas transversalmente, podemos cortarlos lateralmente y separar las porciones más externas de los ensanchamientos ganglionares, con gran concentración de células nerviosas, sin llegar a los "conectivos"; estos últimos presentan siempre una mayor concentración fibrillar y coinciden con la parte más interior de la cadena, cubierta por una cinta continua de neuropilo y con menor cantidad de células nerviosas que las zonas laterales.

Normalmente los "ganglios" descansan sobre una capa de musculatura circular, próximos a la epidermis, ofreciendo de esta manera rasgos de primitivismo; en tanto que los "conectivos" no están tan próximos a la epidermis, sino que suelen descansar sobre una capa de mus-

culatura circular más gruesa. No obstante se presentan aspectos muy diversos a lo largo de la cadena y podemos contemplar lateralmente "ganglios clásicos", como los de la lombriz de tierra, yaciendo sobre la musculatura longitudinal de la pared del cuerpo. Lámina 64.

En los ganglios subfaríngeos, post-estomodeales, hemos observado la entrada de los dos "cordones peristomiales", dos pares de ramas laterales, saliendo a cada lado del primer par de ganglios y el par de ganglios siguientes, más abultados, con sus prolongaciones laterales correspondientes. (Lámina 63). Entre ambos ganglios destaca una pequeña protuberancia, situada en medio del primer anillo con quetas vestigiales. En los anillos parapodiales siguientes, la cadena presenta unos pliegues profundos, cuyas paredes están muy próximas, y su extremo apical inferior es el que destaca en los cortes horizontales como cordones de neurópilo, en forma de dos arcos opuestos y colocados oblicuamente; como ya hemos descrito. En el resto de la cadena, normalmente, los ganglios que se encuentran sobre las hendiduras interanulares, que limitan los anillos parapodiales, están bien señalados, y en medio de ellos, la cadena, después de un pliegue más o menos profundo, presenta un abultamiento en la línea posterior de la especie de V formada, que interpretamos como un pequeño ganglio interanular parapodial. Lámina 70.

Los ganglios intersegmentales, Lámina 66, suelen ser los mejor conformados y destacar evidentemente de los restantes; envían mayor número de haces nerviosos que los demás a la pared del cuerpo; están también más estrechamente vinculados a la musculatura longitudinal, y presentan "neuronas intersegmentales gigantes" en una cápsula situada ventralmente. Los haces nerviosos más gruesos constituyen "dos nervios intersegmentales" entrelazados a cada lado, mientras otros menos volúmi

nosos, se dirigen a la capa de musculatura longitudinal, que se intercala por debajo de las porciones de cadena "más clásica", ascendiendo hasta los haces nerviosos intersegmentales, que la escinden; en estos "ganglios" se puede apreciar un grueso cordón de neurópilo, situado en la zona superior; debajo y lateralmente, la zona de soporte glial provista de neuronas, células gliales y capilares.

Hemos visto neuronas gigantes intersegmentales con dos prolongaciones, que salen en sentido opuesto; dirigiéndose una al interior de la cadena y la otra entre las capas musculares, conectando posiblemente con el "plexo intermuscular" (láminas 68 y 69). Hemos encontrado también células gigantes en ganglios no intersegmentales, por ejemplo en la parte posterior del catorce anillo quetigero, que presenta además ramas nerviosas muy destacadas; mientras que el auténtico catorce intersegmental parece un ganglio corriente (láminas 64 y 67).

En las secciones sagitales hemos visto en realidad dos o tres clases de grandes neuronas:

- a) Neuronas gigantes localizadas lateralmente en la zona periférica de soporte glial; pueden ser fusiformes y dispuestas verticalmente (lámina 71), o bien piriformes y perpendiculares al neurópilo (láminas 67 y 72); las hemos encontrado con frecuencia en los "ganglios postparapodiales".
- b) Neuronas gigantes yuxtapuestas a la cadena, situadas inmediatamente por debajo de la región inferior de algunos ganglios; incluidas en el epineurio esponjoso de la cápsula que envuelve a la cadena y la separa de la musculatura subyacente. Suelen ser intersegmentarias; por ejemplo la que corresponde a las láminas 68 y 69,

con pericarion provisto de un destacado retículo endoplásmico granular.

Tanto los ganglios corrientes, como los intersegmentales y los parapodiales, presentan apreciables variaciones a lo largo de la cadena ventral de "*Arenicola marina*" (L.). Se deduce que es una cadena desigual e imperfectamente ganglionada, los ganglios pueden presentar aspectos muy diversos dentro de un mismo animal; es por lo tanto una cadena extraordinariamente heterónoma, además de asimétrica; sobre todo en la porción anterior.

En cuanto a la localización de las neuronas gigantes y a sus características, tampoco es posible generalizar excesivamente. En los ganglios intersegmentales hemos visto las "gigantes ventrales" y las "piriformes laterales ganglionares" indistintamente; en tanto que las que hemos llamado "fusiformes de asociación", que presentan un destacado nucleolo, se encuentran distribuidas más o menos arbitrariamente.

III.- SECCIONES FRONTALES

En las secciones cortadas transversalmente a la cadena ventral, hemos encontrado ganglios de aspecto clásico (lámina 78), - en los que se puede distinguir:

1º.- Una vaina, cubierta exteriormente de epitelio celómico, con una lámina intermedia, formada por fibras musculares longitudinales, y otra lámina interna, o epineurio externo; esta última lámina suele estar muy desigualmente distribuida, apareciendo muy engrosada entre la cadena y la capa muscular subyacente, mientras que es muy delgada bajo el epitelio celómico.

2º.- La región del neurópilo, formada por axones y conexiones sinápticas, situada en la parte central y superior del ganglio; se encuentra subdividida en dos partes, aproximadamente simétricas, por el septo fibroso medio, sencillo o doble, del cual se separan fibras que penetran en el neurópilo, constituyendo en ocasiones tabiques secundarios interiores; este conjunto da lugar al perineurio interno.

3º.- Sobre el neurópilo y rodeadas de células gliales, suelen distinguirse en la parte medio-dorsal de los ganglios de "Arenicola marina" (L.), dos fibras gigantes dorsales, de curso preferentemente horizontal; pero no siempre simétricas ni del mismo grosor. Aunque parece haberse considerado hasta ahora la presencia de dos fibras gigantes equivalentes, se presentan muchas variaciones; la mayoría de las veces son desiguales y dispuestas de una manera asimétrica: una grande central, acompañada casi siempre de otra fibra gigante lateral situada excéntricamente; otras veces se ve solamente la central grande; con frecuencia se distinguen tres: una mediana grande y otras dos laterales más pequeñas. Ordinariamente horizontales,

las fibras gigantes dorsales tienen trayectos inclinados o verticales, que coinciden con los pliegues dibujados por los "conectivos longitudinales", presentándose entonces paralelas y equivalentes; aunque también puede observarse en ocasiones una sola fibra gigante más gruesa.

4º.- Dos fibras gigantes ventrales más pequeñas, hemos visto situadas bajo los dos paquetes simétricos de neurópilo; al estar rodeadas de una cubierta osmiofílica, destacan en las preparaciones realizadas siguiendo el método de Golgi. (Lám. 75 en v. de cresilo).

5º.- Una zona de soporte glial, con células gliales y capilares sanguíneos. En esta zona es donde se encuentran las neuronas, situadas preferentemente en dos bandas laterales y otras dos medio-ventrales. Grandes neuronas, situadas lateralmente a los haces de neurópilo, se encuentran en esta zona periférica del ganglio; con frecuencia tienen aspecto fusiforme y aparecen situadas verticalmente; o bien son piriformes, con una prolongación apical dirigida hacia el neurópilo (lámina 74). Estas neuronas gigantes suelen encontrarse principalmente en los ganglios parapodiales.

6º.- Las células gigantes yuxtapuestas, capsulares, son las neuronas de mayor tamaño; frecuentemente intersegmentales, son muy abultadas y casi esféricas, con destacado retículo endoplásmico granular. Aparecen rodeadas de una cubierta formada por fibrillas de naturaleza neuroglial; se pueden observar bajo la zona ventral de la cadena (lámina 73). De estas células gigantes proceden algunas fibras gigantes.

7º.- Fuera ya de la cadena, incrustadas en la musculatura circular subyacente, hemos encontrado un tercer tipo de grandes neuronas, a las que por su posición hemos denominado gigantes ventrolaterales. Se trata de unas neuronas multipolares que guardan estrecha

relación topográfica con el lugar donde se unen a la cadena ventral - los haces nerviosos interanulares más próximos; no obstante, las neuronas multipolares ventrolaterales, a veces muy desarrolladas, parecen constituir principalmente las raíces de los nervios asociados a los músculos ventrolaterales (Lámina 77).

8.- Entre este tipo de neuronas ventrolaterales y la epidermis hemos visto algunos ganglios, constituidos por pequeñas células nerviosas que, en definitiva, pueden ocupar fundamentalmente dos posiciones; mientras unos son claramente subepidérmicos, otros aparecen situados en medio de la musculatura circular, debido a los repliegues epidérmicos que se encuentran en esta zona. Tales ganglios, o microganglios (Láminas 79 , 80), están relacionados entre sí, con las neuronas multipolares ventrolaterales (Láminas 22, 23) y con los sensilios epidérmicos, formando parte del plexo periférico, situado ventralmente.

Observando nuevamente las secciones sagitales, hemos comprobado que los microganglios subepidérmicos ventrales son especialmente abundantes en la parte profunda de las hendiduras postparapodiales, que limitan los anillos quetíferos posteriormente. Conexiónadas con tales microganglios periféricos hemos podido ver las prolongaciones periféricas de las grandes "neuronas multipolares ventrolaterales", en tanto que sus neuritas interiores parecen que se dirigen hacia los músculos ventrolaterales. También hemos comprobado que las "neuronas gigantes laterales", tanto las que nos han parecido - fusiformes como las piriformes, se encuentran localizadas con frecuencia en los ganglios postparapodiales; precisamente los que están cubriendo las hendiduras postparapodiales, provistas de la mayor cantidad de microganglios periféricos, conexiónados a su vez con las -

"neuronas multipolares ventrolaterales", que suelen encontrarse muy próximas a las "gigantes ganglionares laterales".

Los músculos ventrolaterales, unidos a la base de la cadena ventral, suelen acompañarla lateralmente hasta la parte superior más engrosada, dentro de la cavidad celómica. Parece lógico interpretar que las "gigantes ventrolaterales" inervan, acompañando a la musculatura ventrolateral, los sacos notopodiales y los neuropodios, alcanzando los ganglios podiales; aunque también cabe la interpretación de que sean interneuronas conexas con las "gigantes laterales", estas últimas asumirían esa misión; quedando sin resolver el problema de los "nervios interanulares parapodiales parietales". De todas maneras, es posible que los "haces nerviosos ventrolaterales parapodiales" y los "transversales interanulares parapodiales" tengan trayectos ventrolaterales comunes y así se explicaría por qué los "nervios interanulares parapodiales", en las coloraciones vitales, no se vean conexas con las porciones laterales de la cadena ventral.

La cadena ventral está situada en la línea media ventral del cuerpo, sobre una capa de musculatura circular, que la protege con eficacia; permitiéndole al mismo tiempo permanscer en estrecho contacto con la epidermis. Con esta particularidad están relacionadas una serie de estructuras que pueden observarse bajo la cadena ventral de "Arenicola marina" (L.) en secciones frontales; como son los canales longitudinales situados paralelamente a la cadena y revestidos de tejido epidérmico, que se encuentran en el interior de la musculatura circular. Otras veces son repliegues transversales, o hendiduras longitudinales que ponen en contacto la cadena ventral con la epidermis; una simple o dos hendiduras paralelas, que alcanzan

la cadena por ambos lados, quedando entre las dos hendiduras una columna de musculatura circular. La complejidad de tales estructuras es considerable (Láminas 81, 82).

Es evidente que en todos estos modelos se trata de conseguir que la cadena esté muy próxima a la epidermis y, al mismo tiempo, que se encuentre suficientemente protegida por la capa muscular circundante. No obstante hemos visto también en el mismo segmento, - cadena lateralmente ganglionada asentada sobre parte de la musculatura longitudinal, con cuyos haces está relacionada; como habíamos observado en secciones sagitales (Láminas 64 -66).

Estudiando una secuencia de secciones frontales, comprobamos los aspectos diferentes que va presentando la cadena ventral.

Del aspecto clásico de "ganglio encapsulado", con zona de soporte glial debajo y neurópilo encima, provisto de un septo fibroso medio (Láminas 73 - 76); se va pasando por otros cortes en los que la cadena se alarga, situándose las neuronas lateralmente y en la base, pero ya no se delimitan la zona de soporte glial y las masas de neurópilo. Luego, poco a poco el neurópilo se va concentrando en la base; al mismo tiempo que suele distinguirse una sola fibra gigante, - situada verticalmente. Sobre las hendiduras que forman algunos conectivos se distingue una red vascular con dos vasos sanguíneos verticales, que corresponden a los longitudinales mediales plegados, y otro vaso situado transversalmente en la parte superior, uniendo a los longitudinales laterales, sobre el ganglio interior parapodial; también destaca en ocasiones una pared de epitelio celómico sobre los cordones de neurópilo, que resulta así mismo del plegamiento de la cápsula superficial que envuelve la cadena. La cadena vuelve a ser ovalada y

alargada; luego se hace paralelepédica, probablemente con este aspecto es cuando produce la mayoría de los gruesos cordones nerviosos laterales interanulares (Lámina 83). Al final vuelve a recobrar su aspecto achatado de "ganglio clásico", después de pasar por otra fase en la que presenta hendiduras laterales, que la escinden en dos o tres lóbulos superpuestos. También pueden seguirse algunas salidas de otros nervios laterales. Las mayores complicaciones las hemos visto en la parte anterior de la cadena ventral, debido a las causas expuestas en la pg. 59; las láminas 85 -- 88 son representativas de algunos aspectos que se pueden observar en los cortes frontales correspondientes a dicha zona.

En toda esta secuencia no faltan las neuronas en la base, relacionadas con los músculos ventrolaterales, que suelen acompañar lateralmente a la cadena, y los otros tipos de neuronas gigantes. En los cortes frontales hemos visto diversas clases de células nerviosas, que ya se presentaban en los ganglios subesofágicos; la mayoría de estas células parecen monopolares.

En muchas secciones hemos observado un dilatado vaso sanguíneo supraneural, acompañando longitudinalmente a la cadena ventral. Sobre este particular, queremos aclarar que no hemos realizado un estudio detallado de neuroangiología.

DISCUSION RELATIVA A ALGUNOS PUNTOS CUESTIONABLES DE LA CADENA VENTRAL

Aunque heterónoma y asimétrica, puede decirse que la cadena ventral de "Arenicola marina" (L.) se presenta ganglionada. Los "ganglios" están localizados sobre las hendiduras interanulares; son las porciones más elevadas hacia el interior del cuerpo y también, las más ensanchadas transversalmente.

En cortes horizontales, los dos extremos longitudinales de los "ganglios", envueltos en sus vainas respectivas, están ocupados por concentraciones de neurópilo, aproximadamente semiesféricas y simétricas, entre las cuales se encuentran en cada extremo ramilletes de células nerviosas, cuyas prolongaciones penetran entre las dos concentraciones terminales de haces nerviosos y sus ramificaciones, a su vez escindidas en paquetes más pequeños por el perineurio interno. En las zonas laterales del ganglio destacan agrupadas la mayoría de las células nerviosas; gran cantidad de fibras ipsi y contralaterales las comunican entre sí, las que comunican las células de los lados opuestos representan las comisuras transversas, formando haces preferentemente en direcciones oblicuas; otras ramas nerviosas transversas salen del ganglio, constituyendo los nervios interanulares. En las regiones que corresponden a los conectivos longitudinales, la cadena está formada en muchos casos, exclusivamente por neurópilo, o haces de fibras, sobre el cual se suelen distinguir láminas formadas por células endoteliales, y vasos sanguíneos, formando una complicada trama

de la red vascular, que envuelve a la cadena en su región superior.

Las neuronas gigantes, cuando se presentan, pueden estar situadas en el centro o lateralmente, envueltas siempre en una cápsula glial. Hemos podido distinguir varias castas de neuronas gigantes: las "clásicas piriformes" ganglionares, situadas lateralmente en la zona de soporte glial; otras más infladas situadas ventralmente, yuxtapuestas en muchos casos a la cadena, y las multipolares - ventrolaterales, hundidas en la musculatura circular bajo los bordes que separan a la cadena de los haces adyacentes de musculatura longitudinal.

En las de el segundo grupo, yuxtapuestas ventralmente, hemos encontrado en algunos casos una rama aferente, que parece conectar con el plexo intermuscular, y está situada enfrente de otra rama que penetra en la cadena, pasando al sistema de las fibras gigantes. Este hallazgo de fibras aferentes en las neuronas gigantes nos sirve para confirmar la opinión de BULLOCK (1965). En las gigantes centrales, de este mismo tipo, nos ha llamado la atención que pueden presentar tres o cuatro prominencias bien destacadas, como si se tratase del lugar de anastomosis de varias fibras gigantes.

De las grandes neuronas multipolares, algunas especialmente voluminosas; incrustadas en la musculatura circular subyacente a la cadena ventral, no hemos visto ninguna referencia en la bibliografía consultada.

De modo semejante a la lombriz de tierra, en la cadena ganglionar ventral de "Arenicola marina" (L.) encontramos tres fibras gigantes dorsales, una mediana y dos laterales; con frecuencia

distribuidas irregularmente, de tal manera que es posible ver a lo largo de la cadena, una sola, dos, o las tres.

En la parte posterior de los ganglios subesofágicos destacan claramente dos fibras gigantes. En los ganglios próximos y sucesivos vuelven a aparecer las dos fibras gigantes dorsales, en la región anterior de la cadena. Este hallazgo no concuerda con la afirmación de GAMBLE y ASHWORTH (1900), ASHWORTH (1904) y COLIN NICOL (1948), sobre la existencia de una sola fibra gigante situada en la parte anterior de la cadena ventral, en las especies del género *ARENICOLA*. Sobre esta interpretación COLIN NICOL expone dos esquemas, ("Based on ASHWORTH (1904) and GAMBLE and ASHWORTH (1900)*"), en los cuales la única fibra gigante anterior no concuerda con la realidad que nosotros hemos visto: dos o tres fibras gigantes a lo largo de toda la cadena correspondiente al tronco, aunque a veces solamente pueda distinguirse una sola. Tampoco aparecen representadas las células gigantes centrales cuya existencia hemos comprobado.

Debajo de las dos concentraciones de neurópilo, hemos visto también en este caso dos fibras gigantes ventrales; esta es otra cuestión que tampoco creemos que estuviera descrita en "*Arenicola marina*" (L.).

En los anillos parapodiales anteriores, la cadena ventral produce dos pares de haces nerviosos anteriores entrelazados y otro par posterior. Otros nervios transversales principales, intersegmentales o en algunos casos interanulares, no son sencillos sino dobles a lo largo de la cadena; lo mismo que sucede en otros Anélidos.

El profesor WELLS (1950) opinó que los anillos parapodiales probablemente resultan de la fusión de otros dos. Confirmamos - esta opinión, al observar en medio de los dos pares de ganglios parapodiales, localizados sobre las hendiduras interanulares anterior y posterior, que limitan cada uno de los anillos parapodiales, una pequeña pareja ganglionar, que según creemos no estaba descubierta; esta probabilidad de "anillo doble" se encuentra reforzada con la - presencia de los nervios interanulares parapodiales que hemos visto, utilizando coloraciones ultraviales, especialmente destacados en - la región dorsal de la pared del cuerpo. Hemos comparado las concentraciones ganglionares parapodiales de la cadena ventral de "Arenicola marina" (L.) con los "ganglios" que se han desarrollado precisamente en "Hirudo medicinalis".

El profesor WELLS (1949 a, 1949 b, 1951, 1953, 1955 y - 1966) llevó a la práctica diversos experimentos, para estudiar y - registrar los "ciclos de actividad espontánea de "Arenicola marina" (L.); consiguiendo patrones de comportamiento cíclico, semejantes a aquellos que exhiben los gusanos intactos bajo condiciones favorables.

Es evidente que el patrón ganglionar es susceptible de am plias variaciones a lo largo de la cadena ventral de este Poliqueto. Esta característica la interpretamos como una adaptación a los movi mientos espontáneos, regulados por el PATRON CICLICO NORMAL, que - exigen una gran elasticidad de las paredes del cuerpo, para conse guir la sincronización necesaria de las capas o tónicas musculares, que permita al mismo tiempo el desplazamiento rítmico del fluido ce lómico y su utilización como esqueleto hidrostático. Esta adapta--

ción resultaría beneficiada por la desaparición de los septos. Ambas modificaciones darían como resultado una mayor convergencia de todos los segmentos de "Arenicola marina" (L.), para actuar como una unidad; favoreciendo en este sentido los inconvenientes de la excesiva metamerización.

Otro aspecto en el que también influirían estas modificaciones, sería el relativo a las respuestas reflejas rápidas; principalmente las de encogimiento ante los estímulos de alarma, evitando así la demora que suponen las interconexiones segmentarias.

CONCLUSIONES

Las principales particularidades anatómicas e histológicas que hemos observado en la cadena ventral de "Arenicola marina" (L.), son las siguientes:

1 - La cadena ventral de "Arenicola marina" (L.), imperfectamente ganglionada, está serpenteada en sentido vertical; las ondulaciones que presenta, constituyen la causa por la cual en los cortes horizontales, los ganglios próximos aparecen separados por espacios ocupados con vasos sanguíneos y epitelio celómico; mientras que a nivel de los conectivos, los "ganglios" resultan rebasados por la parte inferior; encontrando capas de fibras musculares intercaladas, que corresponden a la pared del cuerpo situada debajo de dichos ganglios. En ambos casos la cadena se presenta discontinua.

2 - En los cortes sagitales se demuestra que los ganglios están levantados, precisamente por encontrarse situados encima de las hendiduras interanulares, que coinciden con la línea medio-ventral del cuerpo del gusano. Además de representar las porciones más prominentes de la cadena, son al mismo tiempo las más ensanchadas - transversalmente; por lo cual se pueden cortar, separando las porciones laterales, que van provistas de la mayor cantidad de células nerviosas.

3 - En las secciones frontales pueden observarse ganglios clásicos, semejantes a los que han sido descritos en la lombriz de -

tierra; no obstante se presentan muchas variaciones en lo que se refiere a la forma exterior y distribución de las células y neurópilo en el interior de la cadena. Estas variaciones se hacen más ostensibles en la porción anterior, afectada por algunos condicionamientos especiales; como son : la adaptación a los anillos quetíferos más destacados, presencia de septos y una mayor actividad fisiológica.

Las variaciones que afectan a la cadena ventral, se extienden también a su localización. Los ganglios suelen ocupar una posición muy próxima a la epidermis, aunque están protegidos por repliegues que forma la pared del cuerpo; en tanto que hemos encontrado conectivos incluso sobre capas de musculatura longitudinal.

4 - El ganglio interanular parapodial, que se encuentra localizado en medio de los anillos quetíferos, nos lleva a la conclusión de que en "Arenicola marina" (L.) cada segmento está provisto de seis ganglios; además pone en evidencia que el anillo quetífero es un anillo doble, provisto de su correspondiente nervio interanular, que se distingue principalmente en la región dorsal del cuerpo.

5 - La mayoría de las células ganglionares son pequeñas y parecen monopolares; sin embargo hemos podido distinguir varias clases de grandes células nerviosas, rodeadas de una cápsula glial:

- a) Las neuronas gigantes clásicamente ganglionares, situadas lateralmente a las dos concentraciones más o menos simétricas de neurópilo; suelen ser piriformes y sus prolongaciones apicales convergen hacia el cordón de neurópilo; se encuentran principalmente en los ganglios postparapodiales e intersegmentales. Algunas veces pare

cen diferentes, de asociación; algo menores y fusiformes, con un destacado nucleolo dentro de un núcleo esférico, y distribuidas irregularmente.

- b) Las neuronas gigantes ventrales, con frecuencia yuxtapuestas y subcapsulares; con destacado retículo endoplásmico granular, presentan un núcleo claro en el que destaca un grueso nucleolo; pueden presentar varias prolongaciones. Suelen ser intersegmentarias.
- c) Las neuronas multipolares, que hemos denominado "ventro laterales"; incrustadas en la musculatura circular subyacente a la cadena ventral, con varias ramas dirigidas hacia la periferia. Hemos podido percibir en algunos casos las conexiones entre sus prolongaciones nerviosas dirigidas hacia el exterior con los microganglios subepidérmicos próximos, especialmente abundantes en las hendiduras postparapodiales.

6 - El número y disposición de las fibras gigantes dorsales pueden variar, incluso dentro del mismo ganglio; lo más corriente es encontrar dos, con frecuencia asimétricas; pero también pueden observarse tres de diferente tamaño: una mediana, que suele ser la de diámetro mayor, y dos laterales más pequeñas; a veces se distingue una sola. Lo más frecuente es que aparezcan dispuestas paralela y longitudinalmente, en la parte central y superior de la zona de soporte glial, cubriendo al neurópilo.

7 - Otras dos fibras gigantes ventrales, osmiófilas y más pequeñas, hemos observado bajo las concentraciones de neurópilo.

8 - Los nervios interanulares o intersegmentales, localizados en las hendiduras interanulares, en muchos casos son dobles; pero con frecuencia salen entrelazados, o se anastomosas y luego vuelven a separarse. Así mismo hemos visto pares de nervios que salen entrelazados, en los anillos parapodiales anteriores.

9 - Los haces nerviosos laterales unidos al segundo anillo de la cadena ventral, presentan una disposición idéntica a la de los siguientes quetigeros (como se puede apreciar comparando las láminas 36 y 47). Esta circunstancia es un argumento más a favor, para poder considerar al segmento subesofágico, provisto en ocasiones de quetás vestigiales, como un auténtico quetigero.

BIBLIOGRAFIA

ALEXANDROWICZ, J. S.: Muscle Receptor Organs in the abdomen of "Homarus vulgaris" and "Palinurus vulgaris". -Quart. J. micro. Sci. 92, 163-202.(1951).

ARIENS KAPPERS, C. U.: The Evolution of the Nervous System in Invertebrates, Vertebrates and Man.-Haarlem de Erven F.Bohn 25-37. (1929).

ASHWORTH, J. H.: Arenicola.-Liverpool Marine Biology Committee Memoirs. 11, 1-118. London (1904).

ASHWORTH, J. H.: Catalogue of the Chaetopoda in the British Museum. A. POLYCHAETA. Part. I. Arenicolidae. London - (1912).

AUDOUIN and MILNE EDWARDS: Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France. Paris (1834).

BULLOCK, T. H.: Physiological mapping of giant nerve fiber systems in polychaete annelids.-Physiol. comp. 1, 1-14.(1948)

BULLOCK, T. H.: Properties of some natural and quasi-artificial synapses in polychaetes.-J. comp. Neurol., 98, 37-68. (1953 b.)

- COLIN NICOL, J. A.: The Giant Axons of Annelids. -Quart. Rev. Biol., 23, 291-323. (1948)
- EHLERS, E.: Zeit. f. wiss. Zool., vol. liii, Suppl. (1892)
- EHLERS, E.: Göttingen Nachrichten. N° 12, July 27 (1892)
- FAUVEL, P.: Polychètes Sédentaires. -Faune de France. N° 16. (1927)
- GAMBLE, F. V. and ASHWORTH, J. H.: The Habits and Structure of "Arenicola marina". -Quart. J. micro. Sci., 41, 1-42 (1899)
- GAMBLE, F. V. and ASHWORTH, J. H.: The Anatomy and Classification of the Arenicolidae, with some Observations on their Post-larval Stages. -Quart. J. micro. Sci. 43, 419-569 (1900)
- GARDNER, C. R.: The Neuronal Control of Locomotion in the Earthworm. Biol. Rev., 51 25-52. (1975)
- GARDNER, C. R.: A Role for Monoamines in the Control of Locomotion in the Earthworm, Lumbricus terrestris. -South African Medical Journal, 49, 269 (1975)
- HILTON, W. A.: Nervous System and Sense Organs. XVII. Annulata. General Organization of the Nervous System. -J. Ent. and Zool. 18, 85-88. (1926 c)
- HORRIDGE, G. A. and BULLOCK, T. H.: Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates. -W. H. Freeman and Company. (1965)

HYMAN, L. H.: THE INVERTEBRATES. Vol. 2 -Platyhelminthes and Rhynco-coela. -Mc. Graw-Hill. New York. (1951)

JUST, B.: Über die Muskel und Nervenphysiologie von "Arenicola marina". -Z. vergl. Physiol., 2, 155-183. (1924)

KERMACK, D. M.: The Anatomy and Phisiology of the Gut of the Polychaeta "Arenicola marina" (L.). -Proc. Zool. Soc. London. 125, 347-381. (1953)

KOPOWITZ, H. and CHIEN, P.: Ultrastructure of the Nerve Plexus in -Flatworms. I -Peripheral Organization. -Cell. Tiss. -Res., 155, 337-351. (1974)

LIGNAC, G. O. E.: About Arenicochrome and its possible significance as a mesocatalyst. -Proc. Koninkl-Akad. Wetensch., -XLVI-XLVII, 406-410. (1945)

MESNIL, F.: Les genres Clymenides et Branchiomaldane et les stades post-larvaires des Arénicoles. -Zool. Anz., 21, 630 - (1898)

MESNIL, F.: Les genres Clymenides et Branchiomaldane et les stades post-larvaires des Arénicoles. -Bull. Sci. Fr. Belg., -32, 317. (1899)

NEWELL, G. E.: Acontribution to our knowledge of the life history of "Arenicola marina" (L.). -Journ. Mar. Biol. Assoc., -XXVII, 554-580. (1948)

- PLATE, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. -G. Fischer., I, 409. Jena (1922)
- REUTER, M. and LINDROOS, P.: The ultrastructure of the Nervous System of "Gyratrix hermaphroditus" (Turbellaria, Rhabdocoela). II -The Peripheral Nervous System and the Synapses. -Acta Zool. (Stockl.), 60, 153-161. (1979)
- SMITH, J. E.: The mechanics and innervation of the starfish tube foot-ampulla system. -Philos. Trans. R. Soc., London, 232, - 279-310. (1946)
- SMITH, J. E.: The nervous anatomy of the body segments of nereid polychaetes. -Philos. Trans. B., 240, 135-196. (1957)
- SZENTAGOTHAÏ, J.: Technical problems in the study of neuron networks. -Symposium on Neurobiology of Invertebrates. 17-25 - (1967)
- WELLS, G. P.: Respiratory movements of "Arenicola marina". -J. Mar. Biol. Assoc., 28; 447-464. (1949-a)
- WELLS, G. P.: The behavior of "Arenicola marina" in sand. Ibidem; 465-478. (1949 b)
- WELLS, G. P.: The anatomy of the body wall and appendages in "Arenicola marina" (L.). Ibidem; 29, 1-44. (1950)
- WELLS, G. P.: The integration of activity cycle in the behavior of "Arenicola marina". -J. exp. Biol., 28; 41-50. (1951)
- WELLS, G. P.: Defecation in relation to the spontaneous activity cycle of "Arenicola marina". -J. Mar. Biol. Assoc., 33; 51-63.

(1953)

WELLS, G. P.: The sources of animal behaviour. -Published College by
H. K. Lewis. London. (1955)

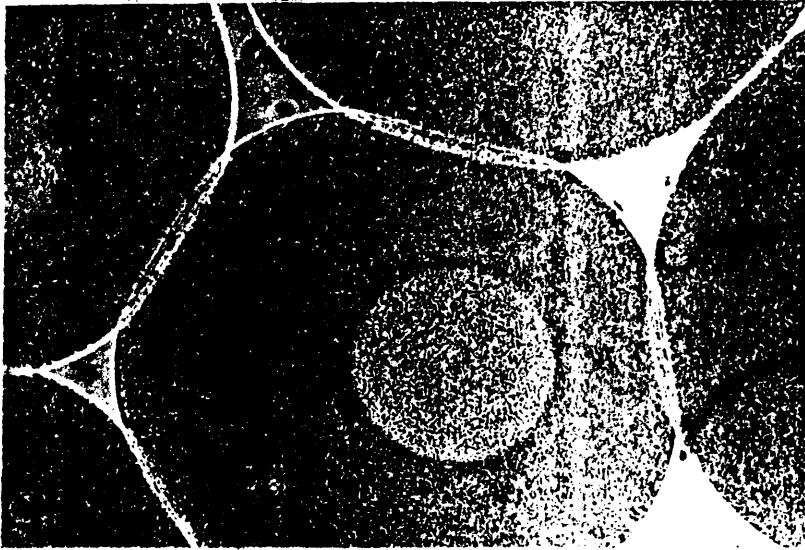
WELLS, G. P.: The lugworm (ARENICOLA) -A study in adaptation. -Neth.
J. of Sea R., 3, 2; 294-313. (1966)

81

• LAMINAS

EXPLICACION DE LAS LAMINAS

- 1 Ovíulos de una hembra de "Arenicola marina" (L.) que dan un color amarillento al fluido celómico.
- 2 Masas discoidales de espermatozoides de un macho de la misma especie, vistos a igual aumento; se distinguen bien las colas de los espermatozoides, dirigidas hacia afuera. A la izquierda algunos amebocitos.



- 3 En la pared del cuerpo de esta muestra de "Arenicola marina" (L.) se aprecian las incisiones que separan al peristomio y los tres primeros segmentos quetíferos; señaladas por medio de flechas. Membrana retractora, segundo y tercer diafragmas, entre los cuales destaca parte del vaso dorsal.

- 4 Los conectivos peristomiales se pueden observar, pasando al prostomio, en la parte superior de esta microfotografía. Un estatocisto (Est.) a la derecha, en la hendidura ótica que se para los dos anillos peristomiales. Primer diafragma, o septo I, escindido en la "vaina retractora" (memb. ret.) y la "membrana gular", a la cual se ve unida una de las bolsas septales. Esófago; septos II, III y IV; este último cubriendo a los cisgos esofágicos.



- 5 Aspecto que ofrece el primer segmento notopodial; le falta parte del anillo superior, que a este nivel ya está subdividido en dos. La hendidura inferior separa el primer segmento del segundo y sirve para la inserción del primer diafragma.
- 6 Otro aspecto del primer notopodio vestigial y el segundo, considerado corrientemente como el primero. Ambos notopodios están implantados en dos anillos consecutivos, entre los cuales puede observarse la inserción del septo I.



5



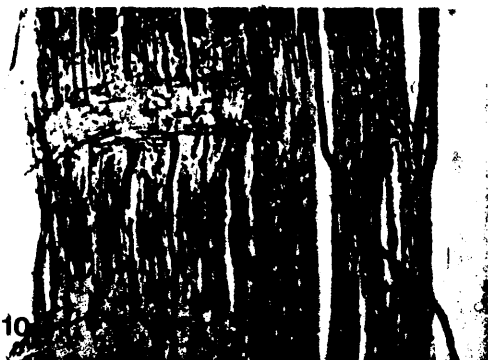
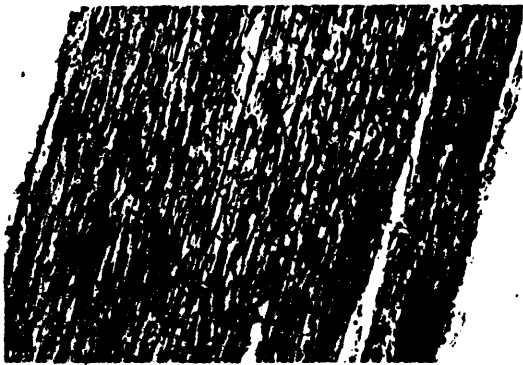
2

6

- 7 Vista dorsal de la pared del cuerpo de "*Arenicola marina*" (L.) de una muestra impregnada con la leucobase de azul de metileno. Entre los grupos formados por cinco nervios transversales interanulares, destaca un sexto nervio transversal, surcando el anillo parapodial.
- 8 Vista ventral; el sexto nervio interanular parapodial (n. i. p.), que representa el cuarto interanular de su segmento, puede prolongarse ventralmente hasta aproximarse a la cadena ventral; en algunas ocasiones aparece escindido en dos, bordeando la línea de quetas neuropodiales.

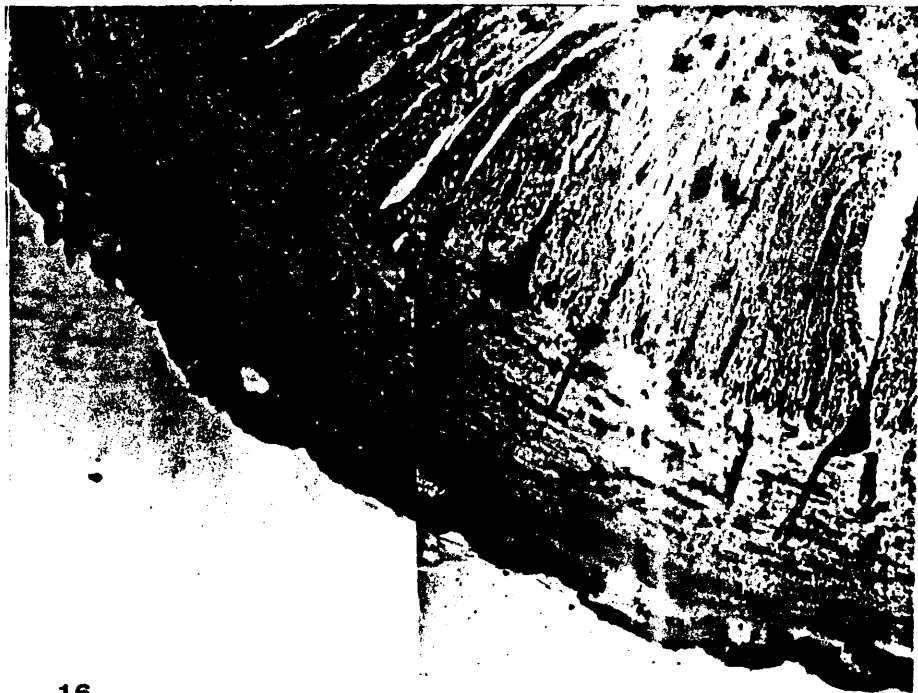
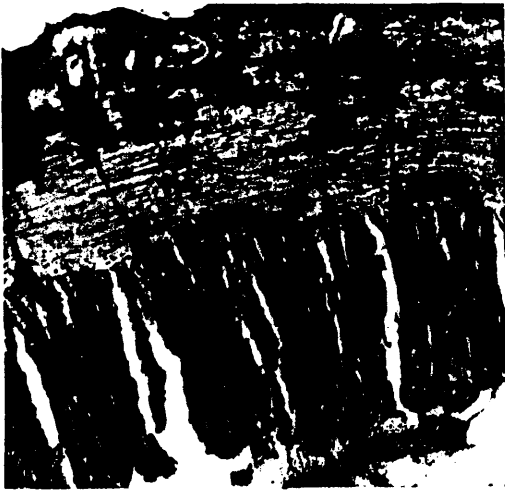


- 9 Cordones longitudinales con algunas células nerviosas.
- 10 Uno de los cordones longitudinales parcialmente separado.
- 11 Los cordones longitudinales interrumpidos por otros cordones transversales, de los cuales, los más gruesos coinciden con las hendiduras interanulares.
- 12 y 13 Ramificaciones secundarias, procedentes de los cordones nerviosos interanulares, y de otros cordones transversales o longitudinales, rodeando la base de los lóbulos tegumentarios.
(Impregnación argéntica, mediante el método de GOLGI).



- 14 Neuronas fusiformes localizadas en el plexo intermuscular de la pared dorsal. Las prolongaciones aferentes comunican con los sensilios subepidérmicos, atravesando la capa de musculatura circular; mientras otras prolongaciones pasan entre los haces de musculatura longitudinal hacia el peritoneo.
- 15 Agrupación de neuronas laterales intermusculares, cuyas prolongaciones interiores convergen en un ganglio podial.
- 16 Vista ventral del plexo intermuscular; algunas de estas neuronas poseen más de dos prolongaciones. La flecha señala una prolongación exterior ramificada, con aspecto dendrítico. (Método de GOLGI, secciones frontales).

101



16

17 y 18 Microfotografías de cortes sagitales, a distinto aumento, en las que pueden observarse sensilios subepiteliales.

19 Neurona intermuscular de sección triangular (corte sagital).

20 Neurona perteneciente a un ganglio intermuscular; el núcleo - presenta un nucleolo conspicuo. En contraste con las microfotografías anteriores; esta última pertenece a una sección -
frontal.



18



19



20

- 21 Aspecto de un repliegue epidérmico alcanzando la cadena ventral.
- 22 y 23 Repliegues epidérmicos relacionados con el plexo subepitelial (p. x.) y microganglios subyacentes a la cadena ventral, en conexión frecuente con las neuronas ventrolaterales (n. v. 1.).



- 24 Cordón dorsal; situado en la línea media dorsal, debajo de los haces de musculatura longitudinal, y unido a los mesenterios. (Sección frontal).
- 25 Células neurosecretoras pertenecientes al plexo basiepitelial estomatogástrico, con una prolongación dirigida hacia la periferia. Se encuentran envolviendo a un ganglio localizado en la primera porción del esófago, y entre la epidermis y el cordón nervioso longitudinal posterior. (Sección sagital).



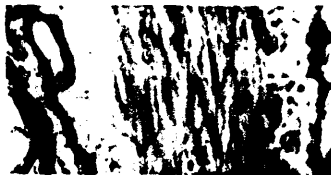
- 26 Casi bajo la epidermis; entre los haces de musculatura circular, correspondientes a dos anillos consecutivos, se distinguen en esta sección sagital, dos haces nerviosos unidos, constituidos por fibras nerviosas de diferente tamaño, que van acompañadas de células gliales. Algunas prolongaciones se proyectan a través de la musculatura longitudinal.
- 27 En esta microfotografía hay más separación entre la epidermis y el haz nervioso interanular, por haberse intercalado entre ambas estructuras una delgada capa de musculatura circular. En la cápsula envolvente se distingue, a la derecha, un vaso capilar.



- 28 Sección horizontal a través de la trompa extruida; parte del peristomio y abultamientos posteriores del collar peristomial.
- 29 Detalle correspondiente a la sección del collar peristomial izquierdo, expuesta en la microfotografía anterior. Se distingue el neurópilo, formado por fibras longitudinales y paralelas en el centro, con algunas pequeñas células.
- 30 Haces transversos de la parte anterior de la misma muestra, entre los cuales queda una especie de ojal, detrás del cual se intercala una banda celular (señalada con una flecha).
- 31 Concentración ganglionar subesofágica con aspecto de lengua; las neuronas se acumulan lateralmente y en dos agrupaciones interiores, envolviendo los cordones longitudinales de neurópilo.



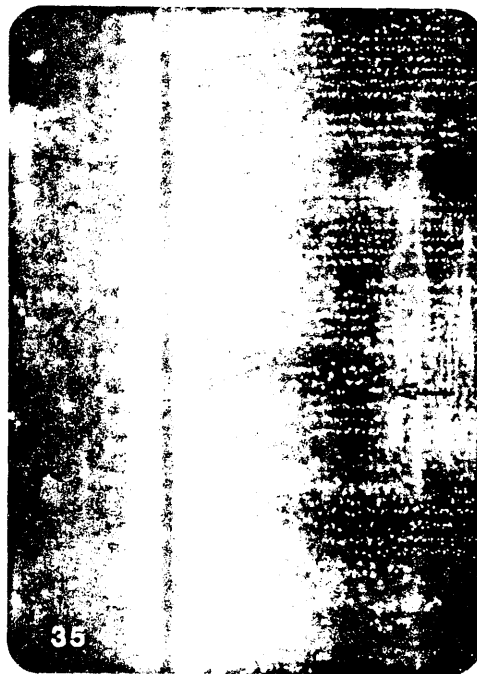
32 y 33 Serie de microfotografías, tomadas de una muestra inmadura de "Arenicola marina" (L.), correspondientes a los primeros segmentos del tronco. Se puede observar que las células nerviosas están dispuestas principalmente en dos bandas marginales y otras dos medio-ventrales. También se distinguen prolongaciones laterales, formando algunos nervios interanulares.



32

33

- 34 Cadena ganglionar ventral, atravesada por grupos de cinco nervios interanulares, en muestras de "Arenicola marina" (L.) teñidas supravitalmente con azul de metileno.
- 35 En los espacios que coinciden con los anillos parapodiales, entre dos parejas ganglionares destaca una concentración ganglionar más corta, elíptica; correspondiente a la pareja ganglionar que hemos denominado "interanular parapodial" (señalada con una flecha).



36 "Ganglia subesofágica", localizada sobre el primer segmento quetífero. Vista ventral.

En la parte anterior destaca la cápsula externa (a), a la que siguen dos concentraciones simétricas de neurópilo (b), separadas por el perineurio interno; dos bandas simétricas, casi horizontales, con numerosas células nerviosas (c), que sobresalen lateralmente; a continuación otro par de bandas posteriores, constituidas por fibras preferentemente (d).

En el segundo anillo destacan dos gruesos haces nerviosos simétricos (n_1), dirigidos hacia la parte posterior; en el de la izquierda se distingue otro haz que sale enroscado hacia la zona dorsal (n_2); luego un estrechamiento, que coincidirá con los "conectivos" en otras microfotografías de la serie. Detrás del estrangulamiento precedente, se puede observar otro grueso cordón nervioso que se dirige a la parte anterior (n_3).



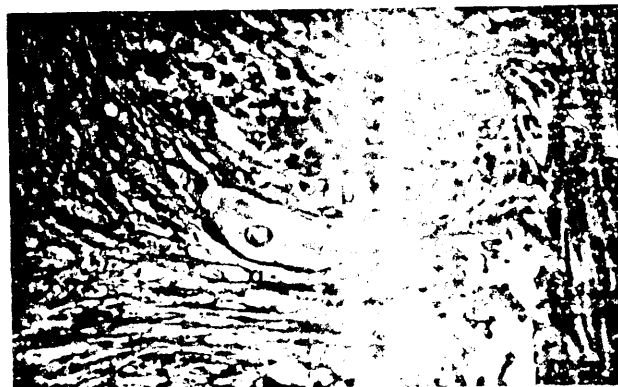
- 37 Disposición de la neurona gigante izquierda en la ganglia subesofágica, a la salida de una prolongación lateral que lleva - numerosas células.
- 38 Detalle de la neurona gigante derecha (en esta microfotografía) y de otras células nerviosas. Las prolongaciones laterales del segundo anillo, correspondiente al primero quetífero, no se ven en este caso con claridad; pero en cambio las células son ostensibles, pudiendo distinguirse:
- a) que parecen de estirpe glial;
 - b) fundamentalmente fusiformes;
 - c) densas;
 - d) más voluminosas que las anteriores;
 - g) gigantes.



37



38



39

39, y 40. Dos fibras gigantes (señaladas con una flecha) destacan claramente en medio de un estrechamiento que se ve en esta cadena, coincidiendo con los "conectivos" localizados a nivel del primer anillo quetigero. En la parte inferior (microfotografía numero 40) destacan otra vez dos fibras gigantes, en medio de los haces de neurópilo; a nivel del segundo anillo parapodial.



39



40

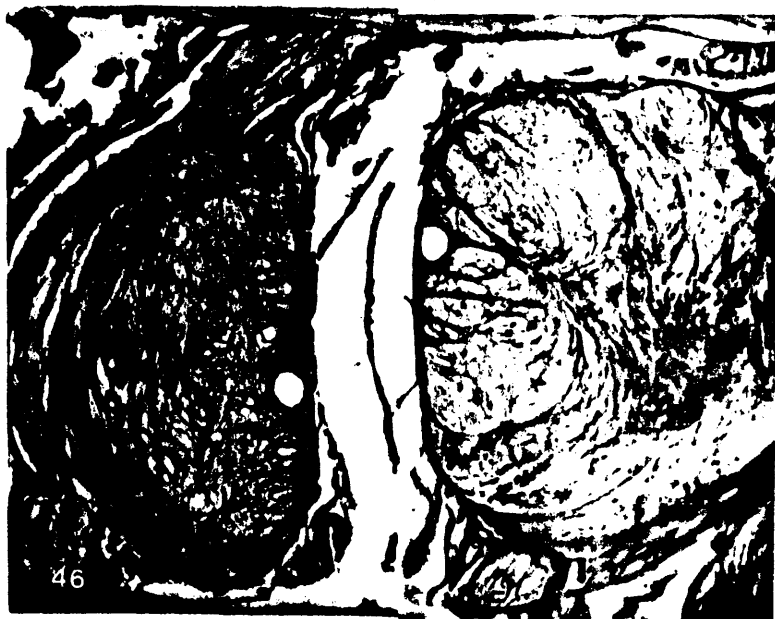
→ f. gig.

→ f. gig.

41,42 y 43 Aspecto que presenta la zona más hundida de los pliegues que forma la cadena ventral, en secciones horizontales sucesivas, correspondientes al segundo anillo parapodial.



- 44 En esta microfotografía, que es una continuación de las secciones horizontales anteriores, se puede observar la disposición oblicua de la cadena ventral.
- 45 La cadena nerviosa ya escindida en una sección más interior del pliegue parapodial.
- 46 La separación se hace más acentuada y destacan los nervios laterales dobles de la porción anterior; en tanto que vemos uno solo del par que comunica con la porción posterior. También se observa una fibra gigante desviada, según la inclinación que presenta la cadena en las microfotografías anteriores.



- 47 Panorámica en la que destaca la configuración de la cadena ventral en los dos primeros anillos quetigeros. La disposición de los haces nerviosos laterales es semejante. Detalle a mayor aumento de los "nervios" o pares de haces - nervios laterales dobles y enlazados (n_1 y n_2), que se forman en la parte anterior del segundo anillo parapodial. Esta disposición es semejante a la que se puede observar en el primer anillo parapodial (lámina 36).

127



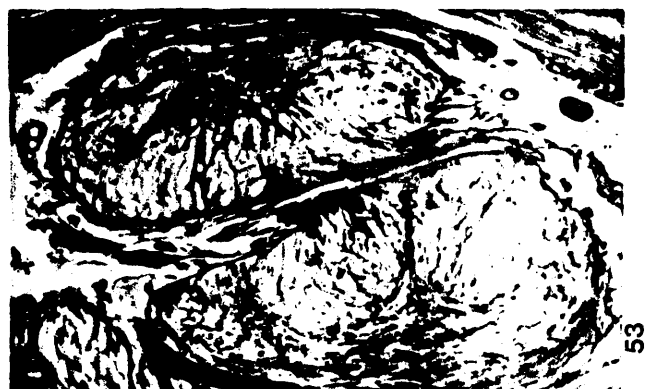
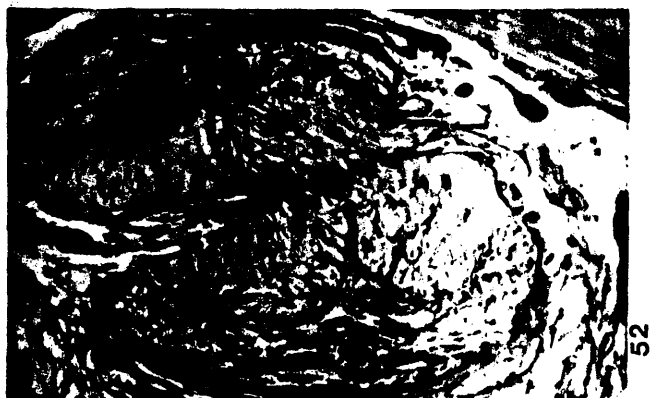
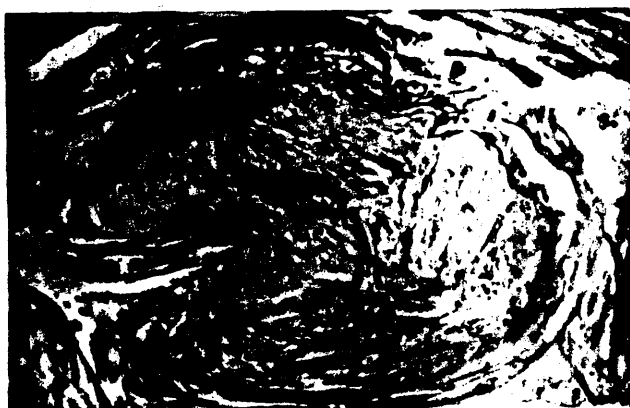
47



48,49 y 50 La desviación de la cadena ventral se hace patente en esta serie de microfotografías, correspondientes al pliegue que se presenta en el tercer anillo parapodial. La disposición de la cadena es muy semejante a la que hemos observado en el segundo anillo parapodial.



51, 52 y 53 Continuación de la serie de secciones horizontales, penetrando en el tercer anillo quetigero.



54 y 55 Secciones más internas de la cadena, ya escindida dentro del tercer anillo parapodial; nervios laterales y fibras gigantes desviadas, aunque en este caso se distinguen tres en la porción anterior de la cadena. Estas microfotografías corresponden a dos muestras teñidas con métodos diferentes.



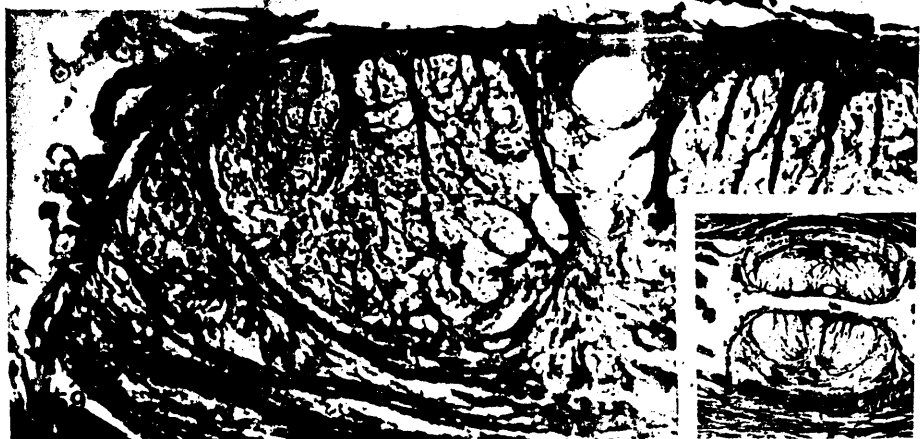
56 En el "ganglio" que sigue al tercer pliegue parapodial, destaca una "neurona gigante central", provista de su núcleo. Las poblaciones de pequeñas células nerviosas aparecen situadas lateralmente, unidas entre sí por los haces transversales que representan las "comisuras transversas"; otras poblaciones celulares afloran entre las concentraciones simétricas de neuropilo. Las fibras longitudinales posteriores forman los "conectivos", que presentan hendiduras laterales.

57 En esta microfotografía pueden observarse las tres prolongaciones, dirigidas hacia la parte ventral de la cadena, que posee la misma neurona gigante central.

135



- 58 Las poblaciones de neuronas en esta especie de V, que dibuja la cadena ventral en el cuarto anillo parapodial, se sitúan simétricamente en dos bandas exteriores y laterales, envolviendo al neurópilo.
- 59 Además de una fibra gigante medial, pueden distinguirse otras dos más pequeñas, situadas lateral y posteriormente a la primera (al contrario que en la figura 95). La desviación de las fibras gigantes es insignificante en el cuarto anillo parapodial, que estamos viendo.



60 A continuación del cuarto anillo parapodial, observamos en la cadena ventral dos parejas de ramas nerviosas transversales - laterales, más o menos anastomosadas; para realizar la inervación periférica.

61 Un aspecto de la red subneural próxima posterior.



62 Trozo de cadena ligeramente inclinada, a nivel de algunos conectivos longitudinales. Se puede distinguir:

- 1) Parte de un ganglio nervioso.
- 2) Interrupción debida al hundimiento de los conectivos, que relacionan el ganglio anterior con el siguiente.
- 3) Concentración ganglionar, con neuronas laterales y comisuras transversas.
- 4) Conectivos longitudinales, con estrechamientos laterales.
- 5) Red subneural de un ganglio que ha sido rebasado.
- 6) Conectivos siguientes al ganglio rebasado por la parte inferior.
- 7) Hendidura interanular, situada bajo la red subneural de otro ganglio que ha quedado todavía más alto.

Detalle de la red subneural entre dos conectivos longitudinales; visto a mayor aumento.



- 63 Sección sagital correspondiente a la porción anterior de la -
cadena ventral. Iniciación de la "ganglia subesofágica" por -
fusión de los conectivos peristomiales, en el primer anillo -
del primer segmento quetífero; varias ramas laterales y una -
pequeña prominencia superior en el anillo quetífero vestigial.
Segundo anillo parapodial con el pliegue correspondiente en la
cadena ventral.



- 64 Corte sagital de cadena ventral con innegable aspecto ganglionar. Parte del catorce ganglio postparapodial; el ganglio siguiente, intersegmental, y el primer ganglio interanular, correspondiente al segmento quince.
- 65 Primer ganglio del segmento quince, visto a mayor aumento; -- presenta un par de gruesos nervios laterales que salen enlazados; una delgada capa de musculatura longitudinal queda intercalada entre los dos pares de nervios laterales.
- 66 Ganglio intersegmental número nueve, provisto de varios nervios laterales.



57 Neurona gigante piriforme, situada en el ganglio postparapodial número catorce.

Detalle de la neurona gigante en la zona de soporte glial, - visto a mayor aumento.

147

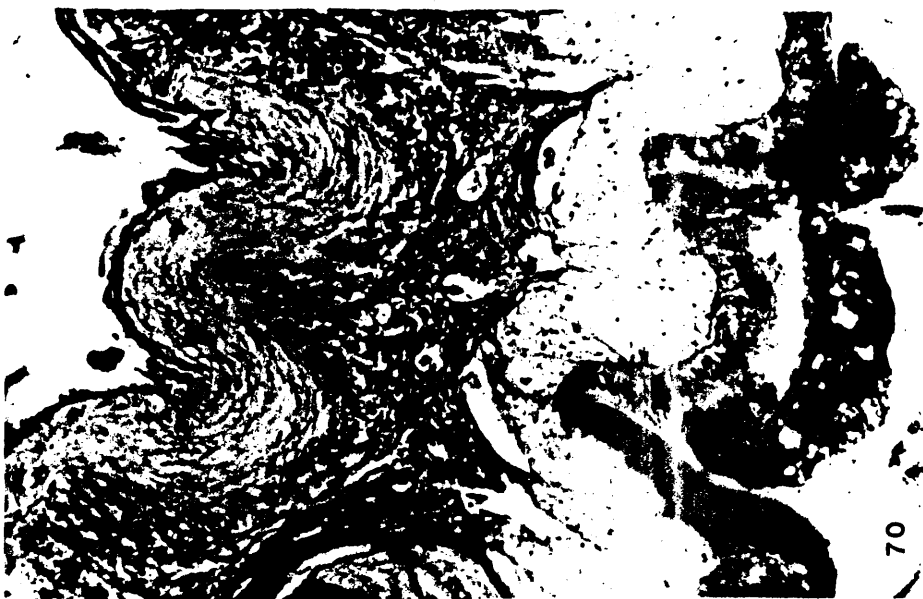


68 Ganglio intersegmental número ocho, provisto de una neurona - gigante ventral, en la que se observa una prolongación áferente (señalada con una flecha).

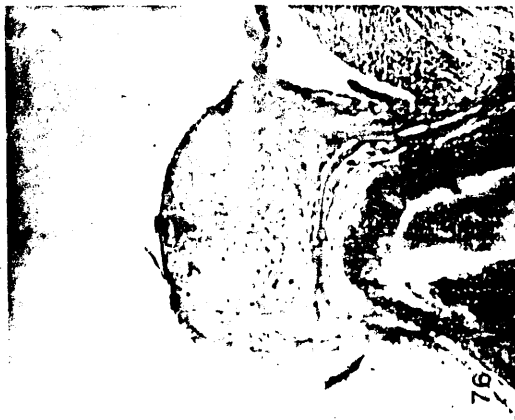
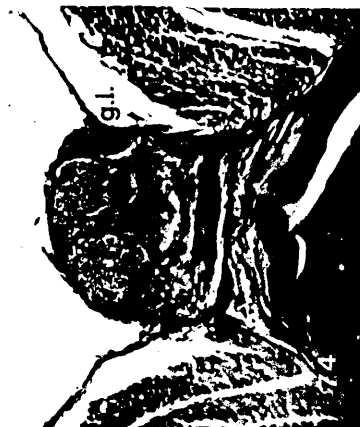
69 La misma neurona con otra prolongación, dirigida hacia el interior de la cadena.



- 70 Noveno anillo parapodial. En la microfotografía pueden observarse sobre las hendiduras que delimitan este anillo, parte de los ganglios parapodiales, anterior y posterior; en medio destaca el pequeño "ganglio interanular parapodial".
- 71 Neurona gigante lateral fusiforme, perteneciente al segundo ganglio del segmento noveno.
- 72 Neurona lateral piriforme perteneciente a un ganglio intersegmental.



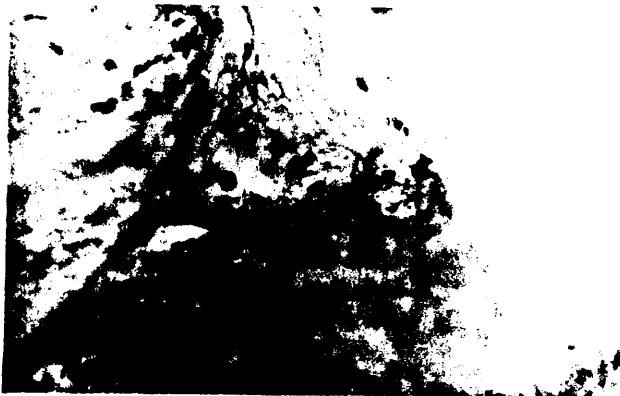
- 73 Neurona gigante ventral, en la que destaca un núcleo claro con destacado nucleolo. En esta sección frontal puede observarse la cápsula, neurópilo y zona de soporte glial. A la izquierda de la musculatura circular subyacente figura otra gran "neurona ventrolateral".
- 74 Gran neurona situada lateralmente, a la derecha de uno de los haces de neurópilo, que aparecen en esta microfotografía, empaquetados por el perineurio interno.
- 75 Las fibras gigantes ventrales (f. g. v.) pueden observarse en este corte frontal; normalmente solo son visibles con métodos argénticos. Lateralmente el neurópilo forma haces nerviosos.
- 76 En esta microfotografía se distingue la fibra gigante dorsal medial y una de las laterales.



77 Cadena ventral alargada en sentido vertical, parcialmente escindida en tres lóbulos. Su posición es normal, sobre la musculatura circular y entre los haces ventrolaterales, que la separan de los haces musculares longitudinales, situados a ambos lados. Incrustada en la musculatura circular, se distingue a la derecha, una gran neurona multipolar con tres prolongaciones hacia la periferia y otra hacia el interior. Por su posición y relaciones aparentes con los músculos y nervios ventrolaterales, hemos designado a estas neuronas "ventrolaterales".

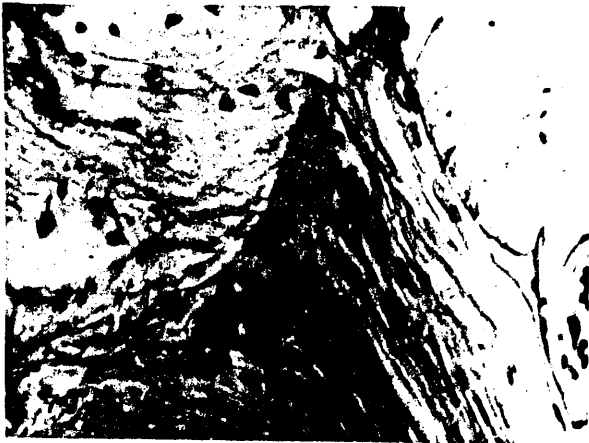
Dos aspectos de la gran neurona ventrolateral, vista a mayor aumento; para poder distinguir su núcleo, pericarion y ramificaciones; también se percibe la envoltura formada por células gliales.

155



- 78 En esta sección de cadena con aspecto cilíndrico, podemos distinguir; el epineurio externo, formando parte de la cápsula, y el perineurio interno, envolviendo los haces de neurópilo. Poblaciones de neuronas, situadas lateral y ventralmente, en la zona de soporte glial.
- 79 Prolongaciones de una neurona gigante ventrolateral.
- 80 Microganglio, visto a gran aumento, en el interior de la musculatura circular subyacente a la cadena ventral.

157



80

- 81 Cadena ventral con un canal inferior, que forma un pliegue entrante, protegido por una membrana (que no se ve en la microfotografía).

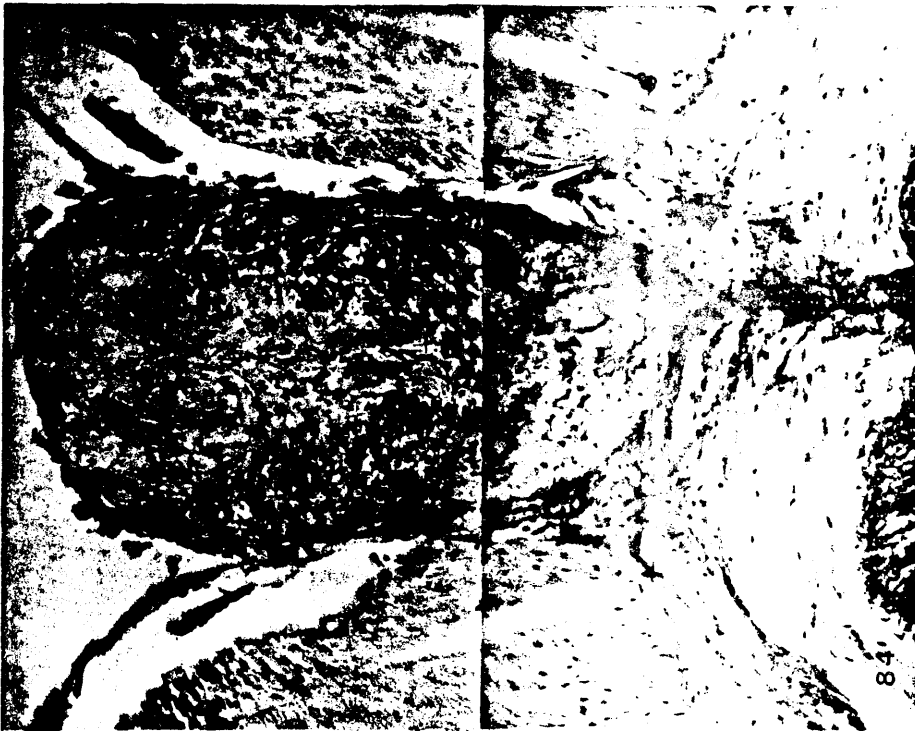
- 82 En esta otra sección frontal, la cadena ventral aparece protegida por una espesa columna de musculatura circular; dos incisiones laterales consiguen la aproximación a la epidermis.

159



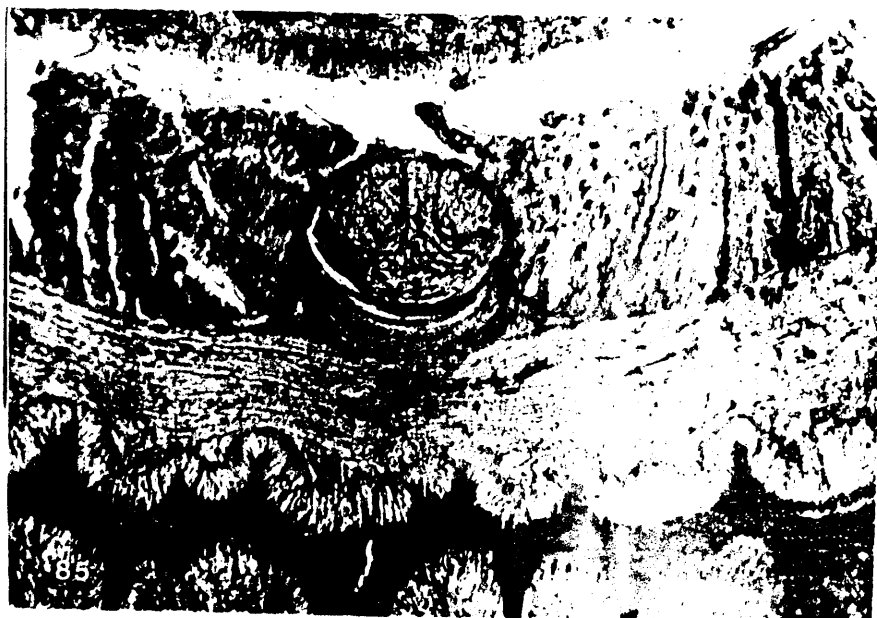
81

- 83 Aspecto paralelepédico que puede presentar la cadena ventral.
Los gruesos nervios interanulares transversales yacen entre la musculatura circular y los haces internos de musculatura longitudinal.
- 84 El epineurio envolvente de los nervios laterales, se expande; estableciendo conexión con los microganglios subyacentes y con el sistema ventrolateral.



85 Aspecto de un ganglio de la cadena ventral, en el que pueden distinguirse las fibras gigantes ventrales.

86 Los músculos ventrolaterales envuelven a algunos haces musculares longitudinales, adyacentes a la cadena ventral.



87 Sección frontal de cadena ventral, en la cresta de un anillo parapodial.

88 Cadena bilobulada muy alargada, a nivel de un diafragma. Puede observarse, que el alargamiento de la pared afecta así mismo a los músculos longitudinales adyacentes.

165



88



87

